

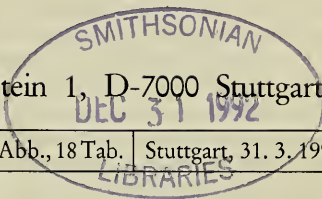
# Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

## Serie B (Geologie und Paläontologie)

Herausgeber:

Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1

|                            |        |         |                                   |                        |
|----------------------------|--------|---------|-----------------------------------|------------------------|
| Stuttgarter Beitr. Naturk. | Ser. B | Nr. 183 | 117 S., 18 Taf., 20 Abb., 18 Tab. | Stuttgart, 31. 3. 1992 |
|----------------------------|--------|---------|-----------------------------------|------------------------|



## Die miozänen Süßwasserosttrakoden des Steinheimer Beckens (Schwäbische Alb, Süddeutschland)

The Miocene Freshwater Ostracods of the Steinheim Basin  
(Swabian Alb, Southern Germany)

Von Horst Janz, Stuttgart

Mit 18 Tafeln, 20 Abbildungen und 18 Tabellen

### Abstract

In the present paper the ostracod fauna of the middle Miocene sediments of the Steinheim basin is studied bed by bed for the first time. The 130 partial samples come from 5 sections which can be combined to an aggregate section of ca. 23 m thickness. The stratigraphical range reaches from the upper *kleini*- to the lower *supremus*-layers.

In comparison with the two former studies, the first by SIEBER (1905) in which 8 species were found, and the second by LUTZ (1965) in which 2 further species were discovered, the number of species has now been raised to a total of 16 species. For the species described by SIEBER (1905), the type-material of which seems to be lost most probably, neotypes are designated.

The time-range of the ostracod species found in the Steinheim sediments and the dominance structure of the ostracod community are documented.

Using the biology and the autecology of the Steinheim ostracods which are based on a comparison with recent species, a closer characterization of the ecological conditions of the Steinheim lake becomes possible. For the *sulcatus*-time which had, up to now, been insufficiently characterized ecologically, meromictic circulation conditions and increasing eutrophication of the lake can be postulated by reason of limnological considerations.

Shell-morphological changes in the sequence can be noted in some species. In *Ilyocypris binocularis* SIEBER and *Leucocythere esphigmene* (SIEBER) which show the most remarkable changes this character is examined in more detail.

For the three species of *Leucocythere* in the Steinheim lake, close relationships are postulated. The species *L. immigrata* n. sp. which immigrated to the Steinheim lake splitted during the earlier to middle *sulcatus*-time into the daughter species *L. esphigmene* and *L. sieberi*.

### Zusammenfassung

Vorliegend wird die Ostrakodenfauna der mittelmiozänen Sedimente des Beckens von Steinheim am Albuch erstmals feinstratigraphisch untersucht. Die 130 Proben stammen aus 5

Profilen, die sich zu einem ca. 23 m mächtigen Gesamtprofil kombinieren lassen. Der stratigraphische Umfang reicht von den oberen *kleini-* bis in die unteren *supremus*-Schichten.

Gegenüber den beiden früheren Untersuchungen, der ersten Untersuchung von SIEBER (1905), bei der 8 Arten gefunden wurden, und der zweiten von LUTZ (1965), bei der zwei weitere Arten entdeckt wurden, erhöhte sich das Arteninventar auf nun insgesamt 16 Arten. Für die von SIEBER (1905) beschriebenen Arten, deren Typen nicht aufgefunden werden konnten, werden Neotypen ausgewiesen.

Die Reichweiten der einzelnen Ostrakodenarten in den Steinheimer Sedimenten und die Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft im Profilverlauf werden dokumentiert.

Anhand der Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakoden, die auf einem Vergleich mit rezenten Arten beruhen, wird eine nähere Charakterisierung der ökologischen Verhältnisse des Steinheimer Sees möglich. Für die bislang ökologisch unzureichend charakterisierte *sulcatus*-Zeit werden aufgrund limnologischer Überlegungen meromiktische Zirkulationsverhältnisse und eine zunehmende Eutrophierung des Sees postuliert.

Schalenmorphologische Veränderungen im Profilverlauf werden bei einigen Arten festgestellt. Die Arten *Ilyocypris binocularis* SIEBER und *Leucocythere esphigmena* (SIEBER), die die auffälligsten Veränderungen aufweisen, werden diesbezüglich näher betrachtet.

Für die drei *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Sees werden unmittelbare Verwandtschaftsverhältnisse postuliert. Die in den Steinheimer See eingewanderte Art *L. immigrata* n. sp. spaltete sich in der frühen bis mittleren *sulcatus*-Zeit in die beiden Tochterarten *L. esphigmena* und *L. sieberi* auf.

## Inhalt

|  |    |
|--|----|
| 1. Einleitung  | 3  |
| 2. Das Steinheimer Becken und der ehemalige See                    | 5  |
| 3. Probenmaterial  | 7  |
| 4. Untersuchungsmethoden   | 10 |
| 4.1. Aufbereitung der Proben                                       | 10 |
| 4.2. Determination und Charakterisierung der Ostrakodenarten       | 11 |
| 4.3. Abkürzungen   | 11 |
| 5. Systematischer Teil   | 12 |
| <i>Pseudocandona steinheimensis</i> (SIEBER 1905)                  | 12 |
| <i>Candona</i> cf. <i>ratisbonensis</i> LUTZ 1965                  | 16 |
| <i>Candonopsis arida</i> SIEBER 1905                               | 18 |
| <i>Cyclocypris nitida</i> SIEBER 1905                              | 20 |
| <i>Physocypris suborbicularis</i> (SIEBER 1905)                    | 21 |
| <i>Ilyocypris binocularis</i> SIEBER 1905                          | 22 |
| <i>Ilyocypris</i> sp.  | 30 |
| <i>Cyprinotus inaequalis</i> (SIEBER 1905)                         | 32 |
| <i>Heterocypris steinheimensis</i> (LUTZ 1965)                     | 34 |
| <i>Heterocypris</i> sp. 1  | 37 |
| <i>Heterocypris</i> (?) sp. 2                                      | 38 |
| <i>Moenocypris</i> (?) sp.   | 38 |
| <i>Potamocypris gracilis</i> (SIEBER 1905)                         | 39 |
| <i>Leucocythere immigrata</i> n. sp.                               | 41 |
| <i>Leucocythere esphigmena</i> (SIEBER 1905)                       | 45 |
| <i>Leucocythere sieberi</i> (LUTZ 1965)                            | 49 |
| 6. Die Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil                      | 58 |
| 7. Ökologische Aspekte   | 63 |
| 7.1. Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakodenarten      | 63 |
| 7.2. Ökologische Interpretation des Ostrakodenbefundes             | 65 |
| 7.3. Limnologische Betrachtung                                     | 66 |
| 8. Schalenmorphologische Veränderungen                             | 67 |
| 9. Diskussion  | 68 |
| 9.1. Einordnung früherer Untersuchungen                            | 68 |
| 9.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen                            | 69 |
| 9.3. Zur biostratigraphischen Gliederung der Steinheimer Sedimente | 70 |

|  |    |
|--|----|
| 9.4. Zur Interpretation der ökologischen Verhältnisse . . . . .        | 71 |
| 9.5. Höckerskulptur von <i>Ilyocypris binocularis</i> SIEBER . . . . . | 72 |
| 9.6. Die <i>Leucocythere</i> -Arten des Steinheimer Sees . . . . .     | 74 |
| 9.7. Schlußbetrachtung . . . . .                                       | 76 |
| 10. Literatur . . . . .  | 77 |

## 1. Einleitung

Das Steinheimer Becken, von ADAM (1980) als eine Fossilienfundstätte von Weltgeltung gewürdigt, verdankt seine wissenschaftliche Beachtung primär der Untersuchung seiner Gastropodenfauna durch HILGENDORF (1867). Die darin dokumentierte Gestaltveränderung der als *Planorbis multiformis* bezeichneten Art und die daraus abgeleitete Interpretation einer genealogischen Abfolge der *P. multiformis*-Varianten stellten nur wenige Jahre nach dem Erscheinen von DARWIN'S Werk „On the Origin of Species . . .“ (1859) den ersten anhand von Fossilien rekonstruierten Stammbaum dar.

Trotz heftiger wissenschaftlicher Kontroversen um die Gültigkeit dieser Hypothese hat diese Erklärung bis heute Bestand und bildet auch für die jüngsten Untersuchungen von MENSINK (1984) und GORTNER (1990) die Grundlage.

Im Rahmen der kontroversen Diskussion verwies SANDBERGER (1874: 232) erstmals auch beiläufig auf die in den Steinheimer Sedimenten vorhandenen Ostrakodenschalen. Aber trotz ihres massenhaften Vorkommens fanden diese keine weitere Beachtung.

Die erste und grundlegende Untersuchung der Ostrakoden des Steinheimer Beckens verdanken wir schließlich SIEBER (1905). Er war anscheinend unbeeinflusst von der um den „Schneckenstammbaum“ geführten Diskussion, denn seine Untersuchung ist eine rein beschreibende Darstellung der fossilen Süßwassostrakoden aus Württemberg, in die auch weitere tertiäre und eine quartäre Fundstellen einbezogen sind. SIEBER fand in den Steinheimer Sedimenten 8 Arten, wovon keine mit einer bereits bekannten Art identisch war\*). Er würdigte das Steinheimer Becken als interessantesten und ergiebigsten Fundplatz tertiärer Süßwassostrakoden.

Aber trotz dieser Einschätzung, seiner gemessen am Standard der Zeit sehr sorgfältigen und präzisen Darstellung sowie der von ihm geäußerten Überzeugung, „. . . daß in Steinheim noch mehr Ostrakoden zum Vorschein kommen werden, wenn einmal die Aufmerksamkeit der Sammler darauf gerichtet ist“ (SIEBER 1905: 324-325), wurde erst 60 Jahre später von LUTZ (1965) erneut die Ostrakodenfauna des Steinheimer Beckens berücksichtigt, allerdings eher in der Absicht eines ergänzenden Vergleichs zu den anderen von ihr untersuchten Fundstellen. Neben Veränderungen, die sich hinsichtlich der Gattungszuordnung ergaben, beschrieb sie zwei

\*) Da die Suche nach dem Typenmaterial der von SIEBER (1905) beschriebenen Arten, um dessen Auffinden sich Herr Dr. M. Urlichs mehrfach bemühte, erfolglos blieb, werden für diese Arten Neotypen ausgewiesen. Neben der Überprüfung der Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart und Nachfragen beim Geologischen Institut der Universität Tübingen wurden auch bei der Diözesanverwaltung Rottenburg a. N. und beim Katholischen Pfarramt der Gemeinde Munderkingen Nachforschungen angestellt. Eine kurze Notiz zu SIEBER'S Lebensdaten findet sich in MAYER (1976).

weitere Arten, *Limnocythere sieberi* und *Cyprinotus incongruens* (RAMDOHR) ssp. *steinheimensis*. Demgegenüber konnte sie die von SIEBER (1905) beschriebene Art *Cypris inaequalis* sowie die hohen Formen der Art *Candonopsis arida* nicht wieder finden. Die beiden Untersuchungen weisen somit Unterschiede im Arteninventar, aber auch in der Beschreibung der Art *Limnocythere esphigmene* auf. Auch LUTZ (1965) unterstreicht die Besonderheit der Steinheimer Ostrakodenfauna.

Da die beiden früheren Untersuchungen nur Proben eines begrenzten und nicht genauer eingeordneten Schichtbereichs berücksichtigten, war die Absicht der vorliegenden Untersuchung, zunächst vergleichbar den Gastropoden nun auch die Ostrakoden anhand horizontierter Proben eingehender zu dokumentieren. Möglich wurde dies durch die Bereitstellung von Probenmaterial vom Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart und vom Geologischen Landesamt Baden-Württemberg sowie der Möglichkeit, zusätzliche Proben zu entnehmen.

Neben der Ergänzung des Arteninventars wird eine nähere morphologische und biometrische Charakterisierung der Arten vorgenommen, und gegebenenfalls werden systematische Fragen diskutiert. Die für einen Großteil der Arten erstellten Höhen/Längen-Diagramme erlauben zudem die Abgrenzung ihrer Ontogeniestadien.

Aus der Betrachtung der Ostrakodenfauna mittels horizontierter Proben ergeben sich die stratigraphischen Reichweiten der Arten in den Steinheimer Sedimenten. Es besteht damit die Möglichkeit eines Vergleichs der zeitlichen Struktur der Ostrakodengemeinschaft mit der der Gastropodengemeinschaft, anhand derer die Steinheimer Sedimente biostratigraphisch gegliedert sind. Dieser kann auch Aufschlüsse über die wechselnden ökologischen Verhältnisse des Steinheimer Sees liefern, die von diesen beiden Tiergruppen wegen ihrer hololimnischen Lebensweise reflektiert werden. Der halbquantitative Charakter der Untersuchung erlaubt zudem eine Betrachtung der Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft. Im Zusammenhang mit verfügbaren Daten zur Ökologie rezenter Vergleichsarten lassen sich daraus einige ökologische Aspekte ableiten, und unter zusätzlicher Berücksichtigung limnologischer Gesichtspunkte zur Morphometrie und Hydrologie des Steinheimer Sees sollen die Vorstellungen über die ökologischen Verhältnisse vor allem für die *sulcatus*-Zeit präzisiert werden.

Erweitert wurde der ursprüngliche Untersuchungsansatz schließlich durch die bei einigen der untersuchten Ostrakodenarten festgestellten, markant ausgeprägten morphologischen Veränderungen ihrer Schalen im Profilverlauf, die generelle Fragen der Variabilität und Anpassungsmechanismen von Ostrakodenarten aufwerfen. Ausführlich wird hier die Veränderbarkeit von *Ilyocypris binocularis* hinsichtlich der Höckerskulptur dokumentiert und deren möglicher Zusammenhang mit dem von BAJOR (1965) untersuchten Sedimentchemismus sowie mögliche Wirkungsmechanismen diskutiert. Der sich als besonders komplex darstellende *Leucocythere*-Befund wird ebenfalls eingehender behandelt.

Eine noch weitergehende Berücksichtigung der Vielzahl der sich aus dem Befund ergebenden Fragen soll hier aber nicht erfolgen. Hierfür sind speziellere Untersuchungen, auf die im einzelnen hingewiesen wird, erforderlich. Die vorliegende Untersuchung soll vielmehr als Ausgangspunkt verstanden werden und sichtbar machen, daß die so lange vernachlässigten Ostrakoden des Steinheimer Beckens zur Erforschung dieser bedeutenden Fundstätte einen wesentlichen Beitrag leisten können.

## Dank

Die Durchführung vorliegender Untersuchung wäre ohne die Unterstützung der nachstehend Genannten nicht möglich gewesen. Allen möchte ich an dieser Stelle für ihre freundliche Hilfe sehr herzlich danken:

Herrn Dr. M. Urlichs für die Anregung zu dieser Untersuchung und für vielfältige Unterstützung, Herrn Dr. E. P. J. Heizmann für die Einführung in die örtlichen Gegebenheiten des Steinheimer Beckens, für Vermittlung und Hilfe bei der Probenentnahme und für zahlreiche Hinweise, Herrn Prof. Dr. W. Reiff für die Bereitstellung von Probenmaterial, Herrn Bürgermeister D. Eisele (Steinheim a. A.) für die Genehmigung und Vermittlung weiterer Probenentnahmen, den Herrn P. Riederle und M. Boller für ihre Hilfe im Gelände, Frau S. Fiechtner für die Anfertigung der REM-Aufnahmen und Fotoabzüge, Herrn T. Rathgeber für Tips am Computer, Herrn Dr. H. Malz (Frankfurt) für die freundliche Betreuung bei meinem Besuch, die Bereitstellung von Vergleichsmaterial und wertvolle Hinweise, Herrn Dr. A. Liebau (Tübingen), Herrn Dr. G. Carbonnel (Lyon) und Herrn Dr. P. Schäfer (Mainz) für die Bereitstellung von Vergleichsmaterial, Herrn Univ. Doz. Dr. D. L. Danielopol (Mondsee) für seine engagierte Diskussion und wertvollen Literaturhinweise, Herrn Dr. K. Martens (Brüssel) für stete Hilfsbereitschaft und ausführliche Stellungnahmen, Herrn Dr. C. Meisch (Luxemburg) für die Begutachtung der *P. gracilis*-Klappen und Herrn Dr. G. Bloos für die kritische Durchsicht und redaktionelle Optimierung des Manuskripts.

## 2. Das Steinheimer Becken und der ehemalige See

Das nahezu kreisrunde Steinheimer Becken liegt auf der Hochfläche des östlichen Teils der Schwäbischen Alb ca. 5 km westlich von Heidenheim a. d. Brenz. Es wurde durch einen Meteoriteneinschlag mit großer Wahrscheinlichkeit zeitgleich mit dem ca. 40 km entfernten Nördlinger Ries gebildet (REIFF 1988), dessen Alter aufgrund des dort vorgefundenen Aufschmelzgesteins (Suevit) auf  $14,7 \pm 0,7$  Mio. Jahre datiert wird. Über seine Entstehung und Geologie geben die Arbeiten von GRO-SCHOPF & REIFF (1966, 1969, 1971) und REIFF (1976, 1977) Auskunft. Die nachstehend aufgeführten Daten zur Morphometrie des Einschlagkraters sind aus REIFF (1976: 36) entnommen.

|  |           |
|--|-----------|
| Heutige Höhe der ehemaligen Landoberfläche über NN                                 | 650 m     |
| Mittlerer Durchmesser des eigentlichen Kraters                                     | 3500 m    |
| Tiefe des eigentlichen Kraters   | 220 m     |
| Tiefe des sichtbaren Kraters (des Beckens)   | 120 m     |
| Mächtigkeit der Kraterfüllung  | 80–90 m   |
| Mächtigkeit der Rückfallbrekzie  | 40–50 m   |
| Mächtigkeit der tertiären Seesedimente (einschließlich alluvialer Talablagerungen) | 30–40 m   |
| Durchmesser des Zentralhügels  | 800–900 m |
| Eigentliche Höhe des Zentralhügels   | 150 m     |
| Sichtbare Höhe des Zentralhügels   | 50 m      |
| Verhältnis Kratertiefe/Kraterdurchmesser   | 1:16      |

Die tertiären Seesedimente werden von MENSINK (1984: 12 ff.) ausführlich beschrieben. Es wurden danach ausschließlich Karbonatsedimente abgelagert, die MENSINK (1984: Abb. 9) in 13 Sedimenttypen unterteilt. Für die Untersuchung der Ostrakoden sind vor allem die häufig vorhandenen Kalkarenite (Kalksande) und Kalksiltite/-lutite (Klebsande) von Bedeutung. Die Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen wurden von BAJOR (1965) untersucht.

Neben der genannten indirekten Alterseinstufung aufgrund der Zeitgleichheit mit dem Nördlinger Ries sind die Steinheimer Sedimente aufgrund der von HEIZMANN (1973) darin gefundenen Säugetierreste, die eine Einordnung in die Säugetierzone

MN 7 ergaben, und der von FAHLBUSCH (1981) überarbeiteten Neogen-Gliederung ins Mittelmiozän einzustufen.

Eine zeitliche Untergliederung der Sedimente mit lithologischen Hilfsmitteln ist wegen fehlender Leithorizonte nicht möglich (MENSINK 1984: 12). Die Sedimente sind aber anhand der von HILGENDORF (1867) aufgestellten Hauptreihe der *Gyraulus*-Arten in aufeinanderfolgende Schichteinheiten unterteilbar. Während HILGENDORF im Text eine Unterteilung in 10 Zonen vornimmt, wobei auch Planorbiden der Nebenreihen einbezogen wurden, aber keine Zone der als Stammform geltenden *Planorbis multiformis* var. *aequeumbilicatus* ausgewiesen wird, ergeben sich aus der auf seiner Tafel abgebildeten Hauptreihe 9 Schichteinheiten. MENSINK grenzt dagegen 7 Schichteinheiten ab (Tab. 1).

Aus den Daten zur Morphometrie des Beckens läßt sich ablesen, daß das ehemalige Seebecken eine maximale Tiefe von 180 m besaß. Das Entstehen eines Sees im Einschlagkrater wird vor allem auf das Eindringen von Karstgrundwasser, aber auch das Speichern von Niederschlagswasser zurückgeführt, wobei durch letzteres auch der beim Einschlag entstandene Kalkstaub in Form von Kalkschlamm in den See eingetragen wurde (REIFF 1988). Ein Zufluß konnte nicht nachgewiesen werden.

Über die Existenzdauer des Sees sind keine genauen Angaben vorhanden. GORTHNER & MEIER-BROOK (1985) gehen aufgrund der gehäusemorphologischen Veränderungen der Gastropoden der Gattung *Gyraulus* von einer langen Existenz des Sees aus und klassifizieren ihn als Langzeitsee. GORTHNER (1988: 918) nennt eine

Tab. 1. Vergleich der biostratigraphischen Unterteilung der Sedimente des Steinheimer Beckens anhand der Gastropodenarten der Gattung *Gyraulus* der ersten (HILGENDORF 1867) und jüngsten (MENSINK 1984) Untersuchung. *P. m.* = *Planorbis multiformis*.

| HILGENDORF (1867)<br>(aus Text)                                      | HILGENDORF (1867)<br>(aus Tafel) | MENSINK (1984)                   |
|--|----------------------------------|----------------------------------|
| <i>P. m. supremus</i> -Zone  | <i>supremus</i> -Schichten       | <i>supremus</i> -Schichten       |
| <i>P. m. revertens</i> -Zone   | <i>revertens</i> -Schichten      | <i>revertens</i> -Schichten      |
| <i>P. m. oxystomus</i> -Zone   | <i>oxystoma</i> -Schichten       | <i>oxystoma</i> -Schichten       |
| Obere <i>P. m. trochiformis</i> -Zone,<br>mit <i>P. m. elegans</i>   | <i>trochiformis</i> -Schichten   | <i>trochiformis</i> -Schichten   |
| Untere <i>P. m. trochiformis</i> -Zone,<br>ohne <i>P. m. elegans</i> |                                  |                                  |
| Obere <i>P. m. discoideus</i> -Zone,<br>mit <i>P. m. costatus</i>    | <i>planorbiformis</i> -Schichten | <i>sulcatus</i> -Schichten       |
| Untere <i>P. m. discoideus</i> -Zone,<br>ohne <i>P. m. costatus</i>  |                                  |                                  |
| <i>P. m. sulcatus</i> -Zone  | <i>sulcatus</i> -Schichten       |                                  |
| <i>P. m. tenuis</i> -Zone  | <i>tenuis</i> -Schichten         | <i>steinheimensis</i> -Schichten |
| <i>P. m. steinheimensis</i> -Zone                                    | <i>steinheimensis</i> -Schichten |                                  |
|  | <i>kleini</i> -Schichten         | <i>kleini</i> -Schichten         |

Existenzdauer von mindestens einigen 100 000 Jahren. Auch aus dem Altersunterschied der Säugetierfauna von Nördlinger Ries und Steinheimer Becken, der einige 100 000 bis 1 Mio. Jahre beträgt (REIFF 1988), läßt sich eine lange Existenz erschließen.

Die Seegeschichte wird von MENSINK (1984) in vier Stadien unterteilt: Frühphase, Transgressionsphase, Regressionsphase und Stagnationsphase.

Die Frühphase ist gekennzeichnet durch eine individuenarme Flora und Fauna, die allmählich den See besiedelt.

In der zweiten Phase, der Transgressionsphase, die von der späten *kleini-* bis in die *sulcatus*-Zeit reicht, findet ein kontinuierlicher Anstieg des Wasserspiegels statt. Die bisher individuenarme Flora und Fauna entfaltet sich. Algenwuchs führt zur Bildung von Biohermen. Eutrophierungserscheinungen treten auf, und zeitweise stellt sich ein sauerstoffarmes Hypolimnion ein. Am Ende dieser Phase, in der späten *sulcatus*-Zeit, wird der Wasserhöchststand im See erreicht.

In der darauf folgenden Regressionsphase sinkt der Seewasserspiegel wieder deutlich ab. Diese Phase kennzeichnet die gesamte *trochiformis*-Zeit. Beim Übergang in die *oxystoma*-Zeit und noch in der frühen *oxystoma*-Zeit hatte der See seinen niedrigsten Wasserstand.

Nach erneutem Ansteigen des Seewasserspiegels im Verlauf der späteren *oxystoma*-Zeit tritt eine stabilere Phase, die Stagnationsphase mit geringen Pegelschwankungen, ein, die die *revertens*-Zeit hindurch bis in die *supremus*-Zeit anhält.

REIFF (1988) gibt als Ursache für die angeführten Seespiegelschwankungen tektonische Veränderungen an. Mit der ersten Absenkung des Beckens stieg der Pegel des aus Karstgrundwasser gespeisten Sees (Transgressionsphase) und fiel mit der darauf folgenden Anhebung des Beckens (Regressionsphase) wieder. Eine zweite Absenkung führte zu erneutem Pegelanstieg.

Über das Ende des Sees gibt es keine Angaben, denn „die Seeablagerungen füllten den ganzen Krater aus. Der See war verlandet. Erst am Ende des Tertiärs und im Quartär hat der Wentalfluß die weichen Seeablagerungen wieder weitgehend ausgeräumt, so daß wir heute den Krater fast wieder in seiner ursprünglichen Form vor uns haben“ (REIFF 1990: 114).

Für die Umgebung des Sees wurden verschiedene Landschaften postuliert. Vergleicht man die in GREGOR (1983) zusammengefaßten Rekonstruktionen, so fällt auf, daß die den See umgebende Vegetation mit jeder weiteren Bearbeitung üppiger ausfällt. Nach GREGOR (1983) umgab den See eine dichte Auenwald-Vegetation. Es herrschte ein subtropisches Klima.

### 3. Probenmaterial

Das Probenmaterial umfaßt 5 Profile, aus denen insgesamt 130 Teilproben untersucht wurden. Die Lage der Profile ist in Abb. 1 in einer Übersichtskarte über das Steinheimer Becken eingezeichnet. Die einzelnen Profile mit den beprobten Abschnitten und die Korrelation sind in Abb. 2 dargestellt.

B-Profil – Teile der Kernbohrung B26 (Geol. Landesamt Baden-Württ.); Sporthalle Steinheim a. A., ca. 150 m westlich der Pharionschen Sandgrube (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3577920, H 5395010); 31 Teilproben aus dem Bereich 20,0–32,0 m.

Verbackene Klebsande und dunkelgraue, schiefrige Sedimente (Papierschiefer) überwiegen. Aus letzteren konnten meist nur Bruchstücke von Ostrakodenklappen gewonnen werden. Im Bereich 21,0–24,0 m sind Feinsande vorhanden.

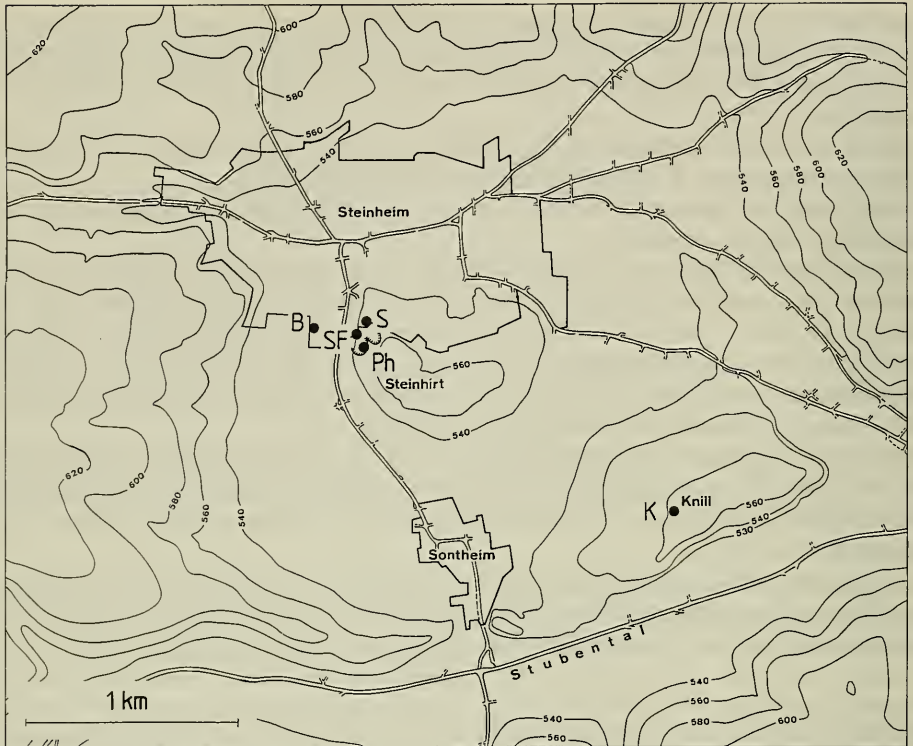


Abb. 1. Übersichtskarte des Steinheimer Beckens (verändert nach MENSINK 1984: Abb. 3) mit eingezeichneten Probenentnahmestellen.

SF-Profil – 2 Teilprofile aus der Baugrube zur Aussegnungshalle des Steinheimer Friedhofs bei der Pharionschen Sandgrube (leg. Urlichs/Bötcher 1985) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578100, H 5394990); 18 Teilproben.

Fein- und grobsandige Abschnitte überwiegen. Es sind Klebsandbereiche mit Fischresten und verhärtete Klebsande mit Blattresten vorhanden.

S-Profil – Friedhofserweiterung bei der Pharionschen Sandgrube (leg. Heizmann/Urlichs 1976) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578120, H 5395060); 37 Teilproben.

Fein- und Grobsande sowie Klebsande sind zu etwa gleichen Anteilen wechselnd vorhanden und von eingestreuten Kalkbänken unterbrochen. Die untersten Lagen weisen Fisch- und Blattreste auf (Korrelation mit SF!).

Ph-Profil – Pharionsche Sandgrube, Ostwand des westlichen Grubenteils (leg. Janz 1989) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3578140, H 5394930); 20 Teilproben.

Mit Ausnahme des oberen Profilitteils, der fein- und grobsandige Lagen aufweist, besteht das Profil aus homogenen Klebsandlagen.

K-Profil – Schurf am Knill (leg. Janz/Heizmann 1989) (TK 25, 7325 Heidenheim a. d. Brenz: R 3579640, H 5394140), 24 Teilproben.

Es sind überwiegend Klebsande, die von fein- und grobsandigen Lagen sowie einer Kalkbank unterbrochen werden, vorhanden.

Die Korrelation der Profile (Abb. 2 und Abb. 20) ist hauptsächlich mit dem jeweils ersten Auftreten der *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe des HILGENDORFSCHEN Stammbaums begründet. Bestimmt wurden die *Gyraulus*-Arten vor allem nach HILGENDORF (1867) unter Einbeziehung der Arbeiten von MILLER (1990), GOTTSCHICK (1920) und MENSINK (1984).



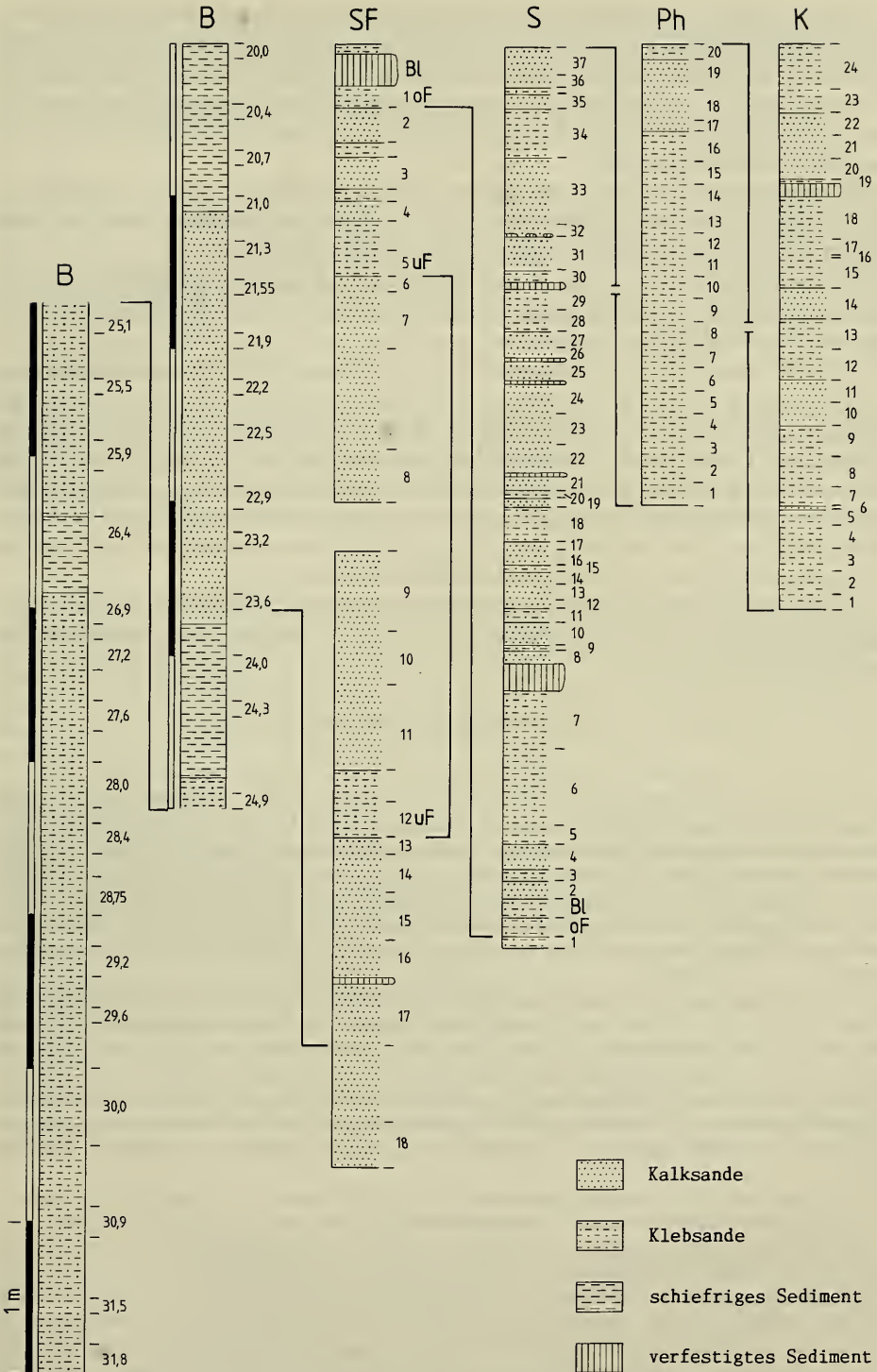


Abb. 2. Bearbeitete Profile mit den beprobten Abschnitten und ihre Korrelation; uF = untere Fischlage, oF = obere Fischlage, Bl = Blätterlage.

MENSINK weist die *tenuis*-Schichten nicht gesondert aus. *G. tenuis* ist aber von *G. steinheimensis* und *G. sulcatus* gut abgrenzbar und stützt die mit dem ersten Auftreten von *G. sulcatus* begründete Korrelation des B- (B23,6) und SF-Profiles (SF17).

Die beiden in derselben Baugrube genommenen SF-Profilabschnitte, die innerhalb der *sulcatus*-Schichten liegen, konnten mittels der „unteren Fischlage“ (uF) (SF12 und SF5) korreliert werden.

Zahlreiche Fischreste in der Probe SF1 („obere Fischlage“) (oF) und die unmittelbar darüber liegende „Blätterlage“ (Bl) erlaubten die Verknüpfung mit dem S-Profil, das diese Sequenz an seinem unteren Ende aufweist.

Die beiden Profile Ph und K wurden allein anhand der *Gyraulus*-Arten ins Gesamtprofil eingeordnet. Die genaue zeitliche Distanz des Ph-Profiles zum S-Profil und zum K-Profil bleibt unklar.

Ebenfalls unsicher ist die *oxystoma-revertens*-Grenze (Ab. 20), denn die ältesten Exemplare von *G. revertens* wurden erst in Probe K17 gefunden, wonach aber die *revertens*-Schichten nur eine Mächtigkeit von 0,5 m umfaßten. Da die Proben des K-Profiles z. T. sehr wenige Gastropoden enthielten und deshalb der genaue Beginn der *revertens*-Schichten nicht nachweisbar war, wurden sie nach den Angaben von MENSINK (1984: 24) auf eine Mächtigkeit von insgesamt 1,20 m nach unten erweitert. Dies dürfte eine gute Näherung sein, da das K-Profil in unmittelbarer Nachbarschaft zu MENSINKS Proben am Knill genommen worden war.

Insgesamt ergab die Korrelation der Profile ein Gesamtprofil von ca. 23 m Mächtigkeit, das sich von den oberen *kleini*- bis in die unteren *supremus*-Schichten erstreckt (Abb. 20).

## 4. Untersuchungsmethoden

### 4.1. Aufbereitung der Proben

Erlaubte es die Probenmenge, wurden in der Regel 500–1000 g Ausgangsmaterial aufbereitet. Mit Ausnahme der Teilproben des B-Profiles, die zunächst mit stark verdünntem Wasserstoffperoxid angesetzt werden mußten, konnten die übrigen Proben nach dem Trocknen unmittelbar mit Wasser geschlämmt werden. Dabei wurden die Proben zunächst mit Hilfe eines Siebsatzes in zwei Fraktionen, eine Grobfraktion (> 2 mm) und eine Feinfraktion (0,2–2 mm) aufgetrennt und beide Fraktionen gründlich ausgewaschen. Da die meist dünn-schaligen Klappen limnischer Arten sehr leicht zerbrechen, muß sehr schonend vorgegangen werden.

Eine Konzentration der Ostrakodenklappen wurde dadurch erreicht, daß die geschlämmte Feinfraktion in einer Wanne mit Wasser durch Bewegen der Wanne aufgewirbelt wurde und die dabei aufschwimmenden Klappen beim Dekantieren durch ein Sieb (Maschenweite 200 µm) vom Sediment abgetrennt werden konnten. Dieser Extraktionsschritt, auf den bereits SIEBER (1905: 325) mit der Bemerkung „... die schönsten Sachen schwimmen oben und lassen sich leicht abschöpfen“ hinweist, wurde solange wiederholt, bis die schon makroskopisch vom Sediment als „weiße Fraktion“ unterscheidbare Ostrakodenfraktion weitgehend extrahiert war.

Vor dem Auslesen wurde das getrocknete Klappenkonzentrat in einem Siebsatz fraktioniert. Klappen adulter Tiere sind hauptsächlich in der Fraktion 315–630 µm enthalten.

Auf ein quantitatives Auslesen wurde angesichts der unterschiedlichen Sedimentzusammensetzung, der unterschiedlichen zur Verfügung stehenden Probenmengen, der im Verlauf des Aufbereitungsprozesses auftretenden Fehlermöglichkeiten und des unverhältnismäßig höheren Arbeitsaufwands verzichtet. Um dennoch die bei der Bearbeitung ins Auge springenden Unterschiede hinsichtlich der Ausbeute an Ostrakodenklappen und der Häufigkeit der Arten festzuhalten, wurde eine subjektive Bewertungsskala für die Ausbeute („spärlich“, „mäßig“, „reichlich“, „üppig“) und die Häufigkeit der Arten in einer Probe („selten“, „vereinzelt“, „zahlreich“, „häufig“, „massenhaft“) aufgestellt.

Obwohl die gewonnene Ostrakodenklappen-Fraktion zu schätzungsweise 80% aus zerbrochenen Klappen bestand, war noch bei „mäßiger“ Ausbeute eine ausreichende Anzahl ganzer Klappen vorhanden. Die Erhaltung kann allgemein als gut bis sehr gut bezeichnet werden.

## 4.2. Determination und Charakterisierung der Ostrakodenarten

### Vorbemerkung

Die Voraussetzungen für eine verlässliche Artbestimmung limnischer Ostrakoden anhand ihrer Klappen sind bislang noch unzureichend. Bei genauer Betrachtung trifft dies eigentlich für die meisten Gattungen zu, ist aber bei den Gattungen *Candona* s. l., *Heterocypris* und *Ilyocypris* besonders auffällig. Während beispielsweise viele Arten der Gattung *Candona* hinsichtlich ihrer Schalen homöomorph erscheinen, kann der skulpturierte Carapax der *Ilyocypris*-Arten anscheinend eine starke intraspezifische Variabilität und/oder ökologische Plastizität aufweisen. Ohne Kenntnis der Variabilität schalenmorphologischer Merkmale einer Art ist daher eine für weitere Interpretationen brauchbare Artabgrenzung nicht zweifelsfrei möglich.

Eine Verbesserung dieser Situation kann meines Erachtens über Carapax-Studien an rezentem Material (vgl. z. B. TETART 1982, 1985) erfolgen, die als Basis für die Charakterisierung quartärer und tertiärer Klappen dienen sollten. Bei der Charakterisierung fossilen Materials sollte demgegenüber die Dokumentation möglichst umfangreiche Meßwertangaben umfassen, so daß für spätere Revisionen auch Daten zur Variabilität vorliegen.

### Vorgehensweise

Die Klappen wurden mit der Innenseite nach unten auf einem Glasobjektträger im Durchlichtmikroskop mittels eines geeichten Okularmikrometers vermessen. Die Klappenlänge ( $l$ ) ist die maximale, sich parallel zur Tangente des Ventralrandes erstreckende Ausdehnung der Klappe; die Klappenhöhe ( $h$ ) die maximale, senkrecht zu  $l$  vorhandene Ausdehnung. Bei Arten mit Klappen, deren Höhe vor und hinter der Ventraleinbuchtung sehr unterschiedlich war, wurde z. T. zwischen einer maximalen vorderen ( $h_v$ ) und maximalen hinteren Höhe ( $h_h$ ) unterschieden.

Aus den gemessenen Parametern lassen sich die Kenngrößen  $h/l$ -Verhältnis und  $h_h/h_v$ -Verhältnis errechnen.

Zeichnungen und zum Vergleich von Klappenumrissen angefertigte Umrisskizzen wurden mit Hilfe eines Mikroskop-Zeichenspiegels erstellt. Anhand von Umrisskizzen wurden auch die Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse ( $h_{max}$ ) bzw. das Kulminationsverhältnis (KV), das Verhältnis des vor  $h_{max}$  gelegenen  $l$ -Abschnitts zu dem hinter  $h_{max}$  gelegenen  $l$ -Abschnitt, und der vordere Tangentenwinkel (TV), der Winkel zwischen der Tangente des Ventralrandes und der des nach vorne abfallenden, gerade verlaufenden Teils des Dorsalrandes, bestimmt. Die beiden letztgenannten Kenngrößen sowie die zur Charakterisierung des Vorder- und Hinterrandverlaufs verwendeten Begriffe äqui-, infra- und suprakurvat wurden im Sinne der Definitionen von LÜTTIG (1962) verwendet.

Die Abgrenzung der Ontogeniestadien wurde graphisch mit Hilfe von  $h/l$ -Diagrammen vorgenommen. Hierzu wurde das Graphikprogramm MS-Chart verwendet.

Die Unterscheidung männlicher und weiblicher Klappen konnte einerseits anhand von Klappen mit sichtbaren Hodenschlauchabdrücken erfolgen oder wurde andererseits bei der Gattung *Leucocythere* in Analogie zu rezenten Vergleichsarten vorgenommen.

## 4.3. Abkürzungen

|           |   |   |
|-----------|---|---|
| $l$       | = | maximale Klappenlänge; parallel zur Tangente des Ventralrandes gemessen |
| $h$       | = | maximale Klappenhöhe; senkrecht zu $l$ gemessen                         |
| $h_v$     | = | maximale Höhe der vorderen Klappenhälfte                                |
| $h_h$     | = | maximale Höhe der hinteren Klappenhälfte                                |
| $h/l$     | = | Höhen/Längen-Verhältnis   |
| $h_h/h_v$ | = | Verhältnis der hinteren zur vorderen Klappenhöhe                        |
| $h_{max}$ | = | Lage der maximalen Höhe auf der Längsachse                              |

- KV = Kulminationsverhältnis; Verhältnis des vor  $h_{\max}$  gelegenen l-Abschnitts zu dem hinter  $h_{\max}$  gelegenen l-Abschnitt
- TV = vorderer Tangentenwinkel; Winkel zwischen der Tangente des Ventralrandes und der Tangente des nach vorn abfallenden, gerade verlaufenden Teils des Dorsalrandes
- R = rechte Klappe  
L = linke Klappe
- A = Klappen adulter Tiere  
A-1 ... A-8 = Klappen des letzten Larvenstadiums ... Klappen des ersten Larvenstadiums
- B, SF, S, Ph, K = Bezeichnungen der Profile  
uF = untere Fischlage  
oF = obere Fischlage  
Bl = Blätterlage
- SMNS = Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart

### 5. Systematischer Teil

Die Klassifikation erfolgt nach HARTMANN & PURI (1974).

Überfamilie Cypridacea BAIRD 1845  
Familie Candonidae KAUFMANN 1900  
Unterfamilie Candoninae KAUFMANN 1900

Gattung *Pseudocandona* KAUFMANN 1900

Typus-Art: *Cypris pubescens* KOCH 1837

*Pseudocandona steinheimensis* (SIEBER 1905)

Taf. 1, Fig. 1–10, Taf. 2, Fig. 1, 2, Abb. 3, Tab. 2, 3

- \*1905 *Candona steinheimensis* n. sp. — SIEBER: 327, Textfig. 1–4, Taf. 8, Fig. 1–7.  
v 1952 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — STRAUB: 480, Taf. B, Fig. 38.  
v ?1952 *Candona praecox* n. sp. — STRAUB: 483, Taf. A, Fig. 22, 23.  
1964 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — KHEIL: 25, Taf. 2, Abb. 9, Taf. 4, Abb. 1.  
1965 *Candona compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. — LUTZ: 284, Abb. 8, 9.  
v ?1977 *Candona* sp. — DEHM et al.: 99, Tab. 1.  
?1980 *Candona (Pseudocandona) compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. — FREELS: 64, Taf. 10, Fig. 1–10.  
v 1985 *Candona steinheimensis* SIEBER 1905. — ZÖBELEIN: 221.

Neotypus: 1 L ♂, *oxystoma*-Schichten (S36), Taf. 1, Fig. 1; SMNS 25427/1.

Meßwerte: siehe Tab. 3.

*P. steinheimensis* gehört zu den häufigen Arten des Steinheimer Beckens. Sie ist durchgehend in allen *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- bis *supremus*-Schichten, vorhanden. In den *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten ist sie in einigen Proben dominant (S19, S33, S36). Das reichhaltige Material der Probe S36 ermöglicht eine Abgrenzung der Larvenstadien A-1 bis A-7 (Abb. 3, Tab. 2). Anhaltspunkt für die Unterscheidung von ♂♂ und ♀♀ war zunächst das Vorhandensein einiger Klappen mit Hodenschlauchabdrücken (Taf. 1, Fig. 1, 3). Da nur wenige Klappen anhand dieses Merkmals eindeutig als ♂♂ identifiziert werden konnten, wurde zur weiteren Auftrennung der hierbei festgestellte Unterschied im h/l-Verhältnis verwendet, der

aber hinsichtlich niedriger  $h/l$ -Werte bei ♂♂ bzw. hoher Werte bei ♀♀ keine zweifelsfreie Trennung erlaubt. Es bleibt daher eine gewisse Unschärfe in diesem Grenzbereich bestehen.

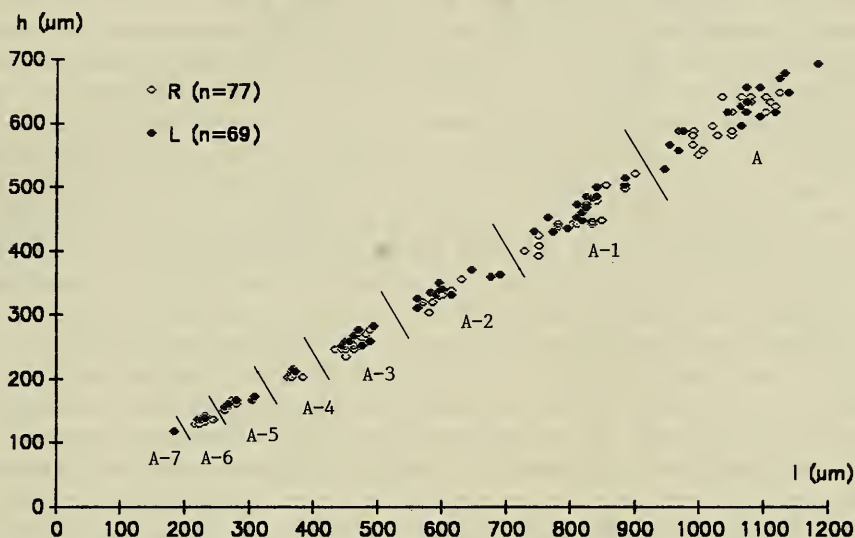


Abb. 3. *Pseudocandona steinheimensis*;  $h/l$ -Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S36 (*oxystoma*-Schichten); die Ontogeniestadien A-7 bis A sind gut abgrenzbar.

Tab. 2. Meßwerte von *Pseudocandona steinheimensis*; untere *oxystoma*-Schichten (S36).

|      | n      | $l$ ( $\mu\text{m}$ ) | $\bar{x}$ | $h$ ( $\mu\text{m}$ ) | $\bar{x}$ | $h/l$       | $\bar{x}$ |
|------|--------|-----------------------|-----------|-----------------------|-----------|-------------|-----------|
| A-7: | L (1)  | 183                   | —         | 116                   | —         | 0,634       | —         |
| A-6: | L (4)  | 220–232               | (228)     | 134–140               | (136)     | 0,591–0,609 | (0,599)   |
|      | R (6)  | 216–244               | (229)     | 128–135               | (132)     | 0,549–0,609 | (0,575)   |
| A-5: | L (5)  | 262–308               | (285)     | 155–171               | (163)     | 0,541–0,593 | (0,574)   |
|      | R (7)  | 262–280               | (269)     | 152–165               | (157)     | 0,568–0,602 | (0,584)   |
| A-4: | L (3)  | 366–372               | (369)     | 210–213               | (211)     | 0,565–0,574 | (0,572)   |
|      | R (3)  | 360–384               | (370)     | 201                   | —         | 0,523–0,558 | (0,543)   |
| A-3: | L (8)  | 445–494               | (468)     | 250–280               | (261)     | 0,525–0,583 | (0,558)   |
|      | R (10) | 434–488               | (460)     | 232–274               | (251)     | 0,514–0,562 | (0,545)   |
| A-2: | L (12) | 561–690               | (613)     | 308–368               | (341)     | 0,522–0,585 | (0,557)   |
|      | R (11) | 561–630               | (591)     | 302–354               | (325)     | 0,522–0,562 | (0,549)   |
| A-1: | L (16) | 743–885               | (818)     | 427–512               | (466)     | 0,544–0,592 | (0,569)   |
|      | R (19) | 728–900               | (808)     | 398–518               | (445)     | 0,520–0,585 | (0,550)   |
| A♂♂: | L (11) | 953–1133              | (1050)    | 563–675               | (625)     | 0,587–0,609 | (0,595)   |
|      | R (10) | 975–1080              | (1028)    | 578–638               | (609)     | 0,581–0,616 | (0,592)   |
| A♀♀: | L (9)  | 945–1185              | (1073)    | 525–690               | (608)     | 0,550–0,585 | (0,566)   |
|      | R (11) | 990–1125              | (1062)    | 548–645               | (596)     | 0,549–0,578 | (0,561)   |

## Bemerkungen zur Systematik

Die Zugehörigkeit zur Gattung *Pseudocandona* gründet sich auf die Grübchenstruktur der Klappen der Larvenstadien. Dieses Merkmal weist auch *Candona praecox* STRAUB als Larve einer Art der Gattung *Pseudocandona* aus. Angesichts der Größe von *C. praecox* (bis zu 0,7 mm Länge) handelt es sich mit hoher Wahrscheinlichkeit um eine Larve des Stadiums A-2. In diesem Larvenstadium tritt bei der rezenten *Candona candida* in Habitaten, die in den Sommermonaten eine Erwärmung erfahren, eine Stagnation der Entwicklung ein, während in konstant kühlen Habitaten die Entwicklung kontinuierlich verläuft (ALM 1916, NÜCHTERLEIN 1969, JANZ 1983). Eine derartige Anpassung wäre auch für andere *Candona*-Arten denkbar und könnte u. a. für eine Dominanz des A-2-Stadiums in Sedimenten verantwortlich sein. Gegenüber den A-2-Stadien von *P. steinheimensis* wirkt *C. praecox* allerdings robuster, die Grübchenstruktur ist deutlicher ausgeprägt und der Dorsalrand leicht konkav eingesenkt. Da die A-2-Stadien der meisten *Pseudocandona*-Arten im gleichen Größenbereich liegen dürften, vergleichend-morphologische Untersuchungen dieser Stadien aber fehlen, kann hier nicht entschieden werden, ob die genannten Unterschiede eine Identität von *C. praecox* mit *P. steinheimensis* ausschließen.

Bei der von STRAUB (1952: Taf. B, Fig. 38) abgebildeten *Candona steinheimensis* handelt es sich um ein Gehäuse aus der OSM (Sylvana-Schichten), das aufgrund seiner Größe und Form, des Verlaufs von Dorsal- und Ventralrand sowie der lateralen Eindellungen im Vorderrand- und unteren Hinterrandbereich mit *P. steinheimensis* aus dem Steinheimer Becken gut übereinstimmt. Mangels einzelner Klappen konnten die Innenansichten nicht verglichen werden. Das gleiche gilt für die von ZÖBELEIN (1985) angeführte und von MALZ bestimmte *Candona steinheimensis* aus dem Flammenmergel der OSM. Auch bei der in DEHM et al. (1977) von MALZ angeführten *Candona* sp. aus dem Nördlinger Ries handelt es sich aufgrund der Larvenklappen um eine Art der Gt. *Pseudocandona*. Anhand einer mir zur Verfügung stehenden senkrecht montierten adulten L konnte nicht entschieden werden, ob sie mit *P. steinheimensis* identisch ist.

LUTZ (1965) und FREELS (1980) bewerten *P. steinheimensis* als ein Synonym zu *Candona compressa* (KOCH 1838) BRADY 1868. Daraus ergibt sich eine weit verbreitete, rezent noch vorkommende und, wie FREELS angibt, verhältnismäßig stark variiierende Art. Ob diese Bewertung gerechtfertigt ist, kann augenblicklich nicht entschieden werden. Es sollten aber folgende Überlegungen hierbei berücksichtigt werden:

Die Gattung *Pseudocandona*, die fossil aufgrund der Grübchenstruktur der Larvenklappen charakterisiert werden kann, ist bei rezenten Arten mittels der Beborstung des Mandibulartasters sowie der Morphologie des Kopulationsorgans deutlich abgegrenzt. Sie umfaßt die *compressa*- und *rostrata*-Gruppe (PETKOVSKI 1969). Diesen beiden Candonengruppen gehören äußerlich sehr ähnliche bis nicht unterscheidbare (homöomorphe) Arten an, die sich hinsichtlich der Morphologie der Genitalien aber als deutlich getrennte Arten erweisen. LÜTTIG (1962: 161) bemerkt zum Problem der homöomorphen Arten: „... daß die Homöomorphie sich als scheinbar erweist, wenn man die Form der Klappen einer subtileren Beschreibung unterwirft.“ Anhand eines Teils der von ihm vorgeschlagenen Kriterien sind in Tab. 3 seine Angaben zu *C. compressa* und *C. steinheimensis* mit *C. steinheimensis* aus SIEBER (1905: Abb. 1) und *P. steinheimensis* der Probe S36 vergleichend zusammengestellt.



Die beste Übereinstimmung ergibt sich zwischen der von SIEBER abgebildeten männlichen L und der männlichen L aus Probe S36 (Neotypus). Der Vergleich mit den von LÜTTIG aufgelisteten Werten ist aufgrund der fehlenden Angaben zum Geschlecht erschwert. Trotzdem geht aus Tab. 3 hervor, daß *C. compressa* (KOCH) BRADY und *P. steinheimensis* hinsichtlich des vorderen Tangentenwinkels und der Form des Vorderrandes divergieren; *C. compressa* (KOCH) SARS weicht vor allem hinsichtlich des Kulminationsverhältnisses und der Form des Vorderrandes von *P. steinheimensis* ab. Aber auch das Kulminationsverhältnis der von LÜTTIG angeführten *C. steinheimensis* ist nicht identisch mit dem von *P. steinheimensis*.

Der Vergleich zeigt, daß ohne Kenntnis der Variationsbreiten und der damit erst möglichen Beurteilung der Relevanz der von LÜTTIG aufgestellten Kriterien auch diese Betrachtung unbefriedigend bleibt. Letzten Endes kann zukünftig nur der Weg über eine Revision der rezenten Arten weiterhelfen. PETKOVSKI (1969: 80) bemerkt hierzu: „Die Revision soll nicht nur die Überprüfung der bestehenden Beschreibungen und Materialien umfassen, sondern sich auf neue, weitergehende Freilanduntersuchungen ausdehnen. Nachdem die Arten rezent-zoologisch einwandfrei determiniert sind, müssen ihre Schalen auch sehr sorgfältig dargestellt werden, so daß sich auf diese Weise fossile und rezente Ostracoden umfassender vergleichen lassen.“

#### Gattung *Candona* BAIRD 1845

Typus-Art: *Cypris candida* O. F. MÜLLER 1776.

#### *Candona* cf. *ratisbonensis* LUTZ 1965

Taf. 2, Fig. 3, Abb. 4a

\*1965 *Candona ratisbonensis* n. sp. — LUTZ: 289, Abb. 11, Taf. 13, Fig. 4, 5.

?1969 *Typhlocypris ratisbonensis* (LUTZ 1965). — CARBONNEL: 53, Textfig. 7B, pl. 1, fig. 6–8.

Von *C. cf. ratisbonensis* wurde nur eine R in einer Probe der *oxystoma*-Schichten (Ph10) gefunden:

Meßwerte:  $l = 990 \mu\text{m}$ ,  $h = 585 \mu\text{m}$ ,  $h/l = 0,59$ .

Abweichend von der LUTZschen Beschreibung ist vor allem die Größe (bei LUTZ: R:  $l = 0,80 \text{ mm}$ ,  $h = 0,49 \text{ mm}$ ) und die etwas höhere Lage der postero-ventralen Ecke. LUTZ fand die Art nicht im Steinheimer Becken, sondern in der OSM bei Undorf-Nittendorf in der Nähe von Regensburg.

Die von CARBONNEL (1969: 53) vorgenommene Zuordnung in die Gt. *Typhlocypris* wird nicht begründet. Aufgrund des von ihm in Textfig. 7B abgebildeten zentralen Schließmuskelfeldes, das nicht mit dem des hier gefundenen Exemplars (Abb. 4a) übereinstimmt, bleibt auch fraglich, ob es sich um dieselbe Art handelt. Damit wird aber auch das Merkmal einer postero-ventralen Ecke als Artmerkmal fraglich.

Gegenüber *P. steinheimensis* unterscheidet sich *C. cf. ratisbonensis* lediglich im Verlauf des Hinterrandes, der bei letzterer nach einer schwachen Krümmung im oberen Drittel in einen nahezu senkrecht abfallenden Teil übergeht und am Übergang in den Ventralrand eine Ecke bildet. Ansonsten kommt sie *P. steinheimensis* R♂ sehr nahe, wengleich mangels Hodenschlauch- oder Ovarienabdrücken das Geschlecht nicht eindeutig identifizierbar ist. Ebenso wie bei *P. steinheimensis* ist die



vordere Randzone und der postero-ventrale Teil lateral eingedrückt. Es ist daher auch möglich, daß es sich bei der gefundenen Klappe nur um eine abnorme Form von *P. steinheimensis* handelt.

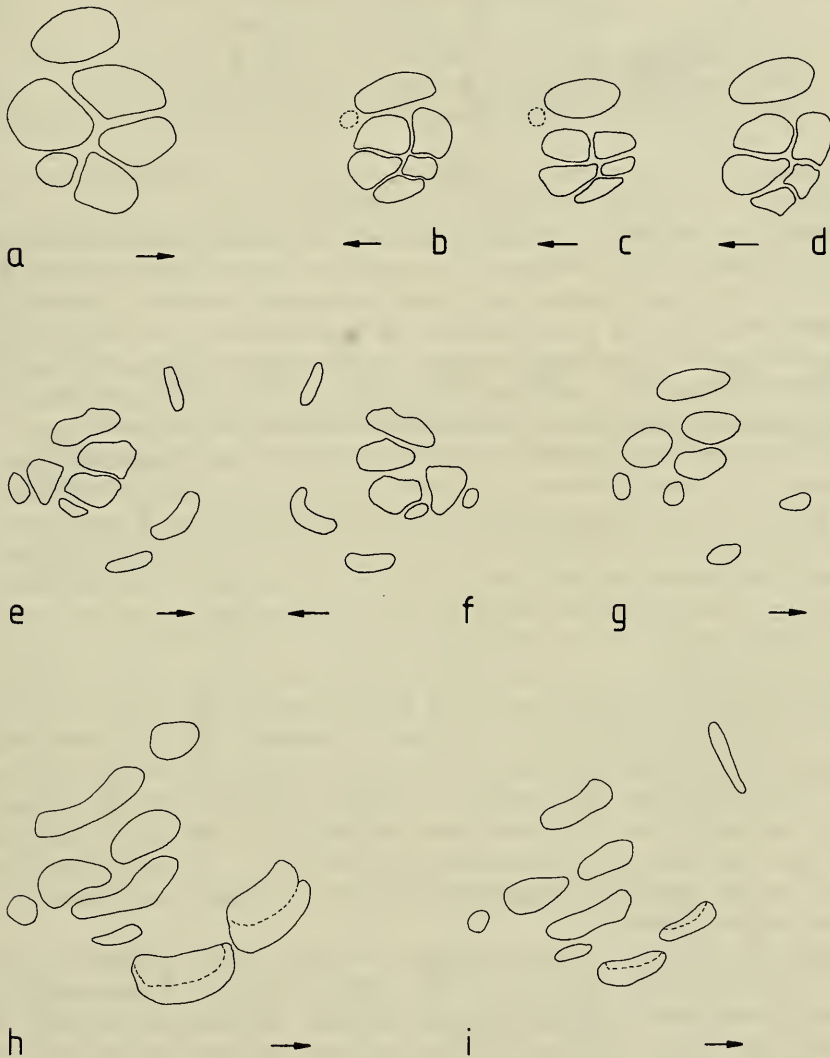


Abb. 4. Narbenmuster des zentralen Schließmuskels (Außenansicht bei Durchlicht) von:  
 a: *Candona* cf. *ratisbonensis*, R (Taf. 2, Fig. 3),  
 b: *Candonopsis arida*, L♂ (Taf. 2, Fig. 4, Neotypus),  
 c: *Candonopsis arida*, L♀ (Taf. 2, Fig. 6),  
 d: *Candonopsis arida*, hohe Form, L (S32, *trochiformis*-Schichten),  
 e: *Cyclocypris nitida*, R (Ph20, *oxystoma*-Schichten),  
 f: *Cyclocypris nitida*, L (S35, *trochiformis*-Schichten),  
 g: *Physocypris suborbicularis*, R (Ph11, *oxystoma*-Schichten),  
 h: *Heterocypris steinheimensis*, R (SF3, *sulcatus*-Schichten),  
 i: *Heterocypris incongruens*, R (rezent, Tübingen Stadtfriedhof).  
 Die eingezeichneten Pfeile zeigen nach vorne.

Gattung *Candonopsis* VAVRA 1891Typus-Art: *Candona kingsleii* BRADY & ROBERTSON 1870.*Candonopsis arida* SIEBER 1905

Taf. 2, Fig. 4–11, Abb. 4b–d, 5, Tab. 4

\*1905 *Candonopsis arida* n. sp. – SIEBER: 332, Textfig. 4, Taf. 8, Fig. 15–19.1965 *Candonopsis arida* SIEBER 1905. – LUTZ: 292, Abb. 13.v1973 *Candonopsis* cf. *arida* SIEBER 1905. – MALZ & MOAYEDPOUR: 286, Taf. 1, Fig. 1, 2.Neotypus: 1 L♂, *trochiformis*-Schichten (S35), Taf. 2, Fig. 4; SMNS 25429/1.

Meßwerte: l = 833 µm, h = 405 µm, h/l = 0,49, KV = 1,5.

*C. arida* ist durchgehend in allen *Gyraulus*-Schichten vorhanden und hinsichtlich ihrer Häufigkeit meist als „vereinzelt“ einzuordnen. In den oberen Schichten, *trochiformis*- bis *supremus*-Schichten, ist sie etwas zahlreicher vertreten. Die Proben S35 und S36 erbrachten die beste Ausbeute an Jugendstadien. Die Meßdaten dieser Proben sind in Abb. 5 aufgetragen und in Tab. 4 den Ontogeniestadien zugeordnet. Da das h/l-Diagramm ein sehr unklares Bild zeigt, bleibt die Abgrenzung der einzelnen Stadien unsicher. Eine L aus Probe S35 (Neotypus) und eine R aus Probe Ph16 (Taf. 2, Fig. 5) sind durch Hodenschlauchabdrücke als männliche Klappen ausgewiesen. Von ihren h/l-Werten ausgehend, wurde die Separierung der Klappen in ♂♂ und ♀♀ vorgenommen. Dabei ergab sich bei den linken Klappen eine gute Abgrenzung, während sich bei den rechten die Grenzwerte sehr nahekomen.

In den *trochiformis*-Schichten treten hohe Formen auf, die in ihrer extremen Ausprägung in Probe S26 gefunden wurden. Die h/l-Werte der beiden auf Taf. 2 abgebildeten Klappen (Fig. 10, 11) betragen jeweils 0,54, ihre KV-Werte 1,24 (L) und 1,23 (R). Sie entsprechen in ihrer Form der von SIEBER 1905 in Abb. 4 (h/l = 0,5, KV = 1,25, aus der Abb. berechnet) und Taf. 8, Fig. 16 wiedergegebenen und in Analogie zum Geschlechtsdimorphismus zahlreicher Candonen als ♂♂ interpretierten Klappen. Ob diese Klappen einer anderen Spezies angehören oder extreme Formen von *C. arida* darstellen, bleibt fraglich. Für letzteres spricht, daß auch „Zwischenformen“ vorhanden sind. Es bestehen auch hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes keine wesentlichen Unterschiede (vgl. Abb. 4b, c, d), und diese Formen wurden in den *trochiformis*-Schichten gefunden, in denen auch andere Arten Abwandlungen aufweisen.

Andererseits sind immer wieder Klappen vorhanden, die verglichen mit SIEBERS Abb. 2 und Taf. 8, Fig. 15 sowie den hier in Taf. 2, Fig. 4, 5, 8 dargestellten ♂♂ deutlich flacher sind, einen ausgeprägten dorsalen Scheitelpunkt, teilweise leicht konkaven nach hinten abfallenden Dorsalrand und vorn und hinten eine breitere Innenlamelle aufweisen. Die in Taf. 2, Fig. 6, 7, 9 abgebildeten Klappen sind extrem in dieser Richtung ausgeprägte Formen. Der h/l-Wert der beiden Klappen auf Taf. 2, Fig. 6 und Fig. 7 beträgt 0,46, ihre KV-Werte 1,70 (L) und 1,65 (R). Auch diese Formen stimmen hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes gut mit den anderen überein (vgl. Abb. 4b, c, d). Habituell könnten sie auch als Vertreter der Gattung *Fabaeformiscandona* angesehen werden.

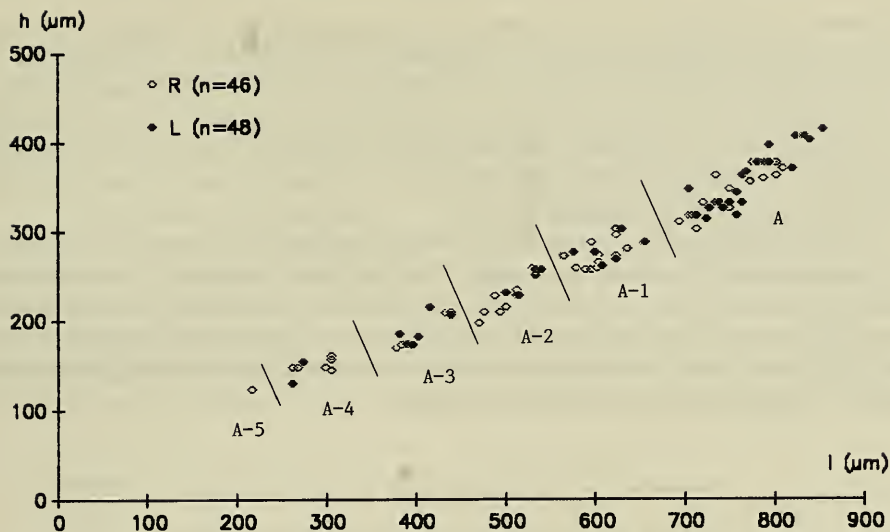


Abb. 5. *Candonopsis arida*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Proben S35, S36 (*trochiformis/oxystoma*-Schichten); die Ontogeniestadien A-5 bis A sind nicht zweifelsfrei abgrenzbar.

Tab. 4. Meßwerte von *Candonopsis arida*; obere *trochiformis*- und untere *oxystoma*-Schichten (S35, S36).

|        | n    | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|--------|------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-5: R | (1)  | 216       | —         | 122       | —         | 0,565         | —         |
| A-4: L | (2)  | 262 / 274 | (268)     | 128 / 152 | (140)     | 0,489 / 0,555 | (0,522)   |
| A-4: R | (6)  | 262–305   | (291)     | 143–159   | (149)     | 0,469–0,557   | (0,515)   |
| A-3: L | (7)  | 381–439   | (409)     | 171–213   | (190)     | 0,432–0,513   | (0,464)   |
| A-3: R | (4)  | 378–439   | (409)     | 168–209   | (189)     | 0,444–0,476   | (0,460)   |
| A-2: L | (6)  | 500–540   | (522)     | 226–255   | (240)     | 0,439–0,478   | (0,459)   |
| A-2: R | (7)  | 470–530   | (496)     | 195–256   | (219)     | 0,415–0,483   | (0,442)   |
| A-1: L | (7)  | 576–656   | (621)     | 259–300   | (278)     | 0,426–0,476   | (0,447)   |
| A-1: R | (14) | 563–634   | (603)     | 255–300   | (271)     | 0,425–0,482   | (0,451)   |
| A♂♂: L | (15) | 705–855   | (795)     | 345–413   | (383)     | 0,471–0,496   | (0,481)   |
| A♂♂: R | (3)  | 735–810   | (779)     | 360–375   | (370)     | 0,467–0,490   | (0,475)   |
| A♀♀: L | (11) | 713–821   | (749)     | 311–368   | (329)     | 0,416–0,449   | (0,439)   |
| A♀♀: R | (11) | 694–810   | (747)     | 300–368   | (334)     | 0,421–0,460   | (0,447)   |

### Bemerkungen zur Systematik

Die Gattung *Candonopsis* wird von *Candona* s. l. vor allem durch das Fehlen der Hinterrandborste der Furkaäste unterschieden. Als Klappenmerkmal führt VAN MORKHOVEN (1963: 65) eine zusätzliche Muskelnarbe frontad der zweiten Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes (seine Fig. 86 steht auf dem Kopf!) und eine stärkere laterale Abflachung des Gehäuses an. KRSTIĆ (1976) nennt als Kennzeichen die oberste Muskelnarbe des zentralen Schließmuskelfeldes, die bei *Candonopsis* doppelt so groß wie die größte Muskelnarbe der darunter liegenden Rosette ist. Sie zeigt

außerdem auf, daß die Gt. *Fabaeformiscandona* hinsichtlich des Musters des zentralen Schließmuskelfeldes zwischen *Candonopsis* und *Candona* s. l. vermittelt.

Ein einfaches Unterscheidungsmerkmal gegenüber den in ihrer Form oft ähnlichen flachen Candonen der Gattung *Fabaeformiscandona* (*fabaeformis*- und *acuminata*-Gruppe) stellt der postero-dorsale Lappen dar, der bei *Fabaeformiscandona* entweder an L oder beiden Klappen vorhanden ist und bei *Candonopsis* fehlt (persönl. Mitt. von Herrn Dr. Danielopol).

Die Zugehörigkeit von *C. arida* zur Gattung *Candonopsis* ist vor allem aufgrund des letztgenannten Merkmals begründet. Die Merkmale hinsichtlich des zentralen Schließmuskelfeldes sind nicht eindeutig gegeben. Nur bei einigen Klappen ist eine undeutliche zusätzliche Narbenstruktur frontad der zweiten Reihe erkennbar (vgl. Abb. 4b, c), und auch die doppelte Länge der obersten Muskelnarbe gegenüber der größten Narbe der Rosette ist nicht eindeutig.

Unterfamilie Cyclocypridinae KAUFMANN 1900

Gattung *Cyclocypris* BRADY & NORMAN 1889

Typus-Art: *Cypris cinerea* BRADY 1868

*Cyclocypris nitida* SIEBER 1905

Taf. 3, Fig. 1–6, Abb. 4e, f, Tab. 5

\*1905 *Cyclocypris nitida* n. sp. – SIEBER: 333, Textfig. 5.

1965 *Cyclocypris nitida* SIEBER 1905. – LUTZ: 295, Abb. 15.

Neotypus: 1 L, *steinheimensis*-Schichten (B29, 6), Taf. 3, Fig. 1, 1a; SMNS 25430/1.

Meßwerte: l = 448 µm, h = 287 µm, h/l = 0,64.

*C. nitida* ist von den *steinheimensis*- bis in die *oxystoma*-Schichten hinein vorhanden. In den *trochiformis*-Schichten kommt sie am zahlreichsten vor und ist in einigen Proben (S25, S29–32, S34, S35) sogar in die Kategorie „häufig“ einzuordnen. Eine auffallende Größen- oder Formveränderung im Profilverlauf wurde bei dieser Art nicht festgestellt.

Tab. 5. Meßwerte von *Cyclocypris nitida*; *steinheimensis*- bis *oxystoma*-Schichten (B-, S-, Ph-Profil).

|    | n      | l (µm)  | $\bar{x}$ | h (µm)  | $\bar{x}$ | h/l         | $\bar{x}$ |
|----|--------|---------|-----------|---------|-----------|-------------|-----------|
| A: | L (20) | 421–506 | (443)     | 271–317 | (285)     | 0,626–0,665 | (0,642)   |
|    | R (19) | 421–473 | (441)     | 274–308 | (290)     | 0,640–0,675 | (0,658)   |

Die Muskelnarben des zentralen Schließmuskelfeldes der beiden Klappen sind nicht, wie SIEBER angibt, unterschiedlich. Sie entsprechen dem Muster der Unterfamilie Cyclocypridinae (vgl. Abb. 4e, f). Wie bei *Cyclocypris ovum* (JURINE) umgreift die rechte Klappe die linke ventral (Taf. 3, Fig. 6), was sich auch in einem etwas höheren h/l-Wert von R ausdrückt (Tab. 5). Ein gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber *C. ovum*, der sie ansonsten auch nach der Einschätzung von SIEBER und LUTZ sehr ähnlich ist, ist die von LUTZ angegebene Zähnenreihe am hinteren Ventralrand von L (Taf. 3, Fig. 1a).

Gattung *Physocypria* VAVRA 1897Typus-Art: *Cypria bullata* VAVRA 1897.*Physocypria suborbicularis* (SIEBER 1905)

Taf. 3, Fig. 7–11, Abb. 4g, 6, Tab. 6

\*1905 *Cypria suborbicularis* n. sp. – SIEBER: 334, Textfig. 6, Taf. 8, Fig. 20–22.1965 *Physocypria suborbicularis* (SIEBER 1905). – LUTZ: 297, Abb. 17.Neotypus: 1 R, *oxystoma*-Schichten (K6), Taf. 3, Fig. 11, 11a, 11b; SMNS 25431/5.Meßwerte:  $l = 548 \mu\text{m}$ ,  $h = 372 \mu\text{m}$ ,  $h/l = 0,68$ .

*P. suborbicularis* ist von den *steinheimensis*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Während sie im Bereich der mittleren *trochiformis*- bis mittleren *oxystoma*-Schichten meist in jeder Probe vorkommt und mehrfach in die Kategorie „verein-

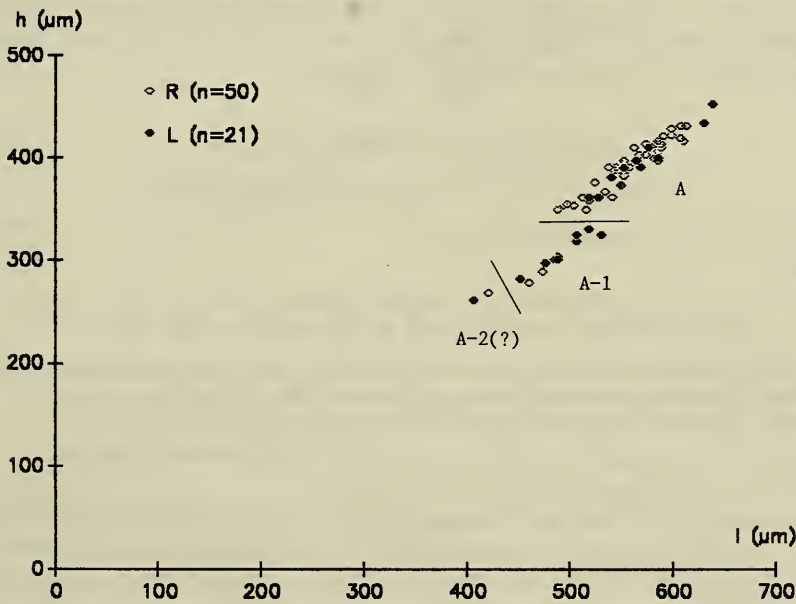


Abb. 6. *Physocypria suborbicularis*;  $h/l$ -Diagramm rechter und linker Klappen verschiedener Proben des S- und Ph-Profil; die Ontogeniestadien A-2 (?) bis A können unterschieden werden; von A-1 nach A findet eine überproportionale Höhenzunahme statt.

Tab. 6. Meßwerte von *Physocypria suborbicularis*; *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten (S-, Ph-Profil).

|       | n      | $l$ ( $\mu\text{m}$ ) | $\bar{x}$ | $h$ ( $\mu\text{m}$ ) | $\bar{x}$ | $h/l$       | $\bar{x}$ |
|-------|--------|-----------------------|-----------|-----------------------|-----------|-------------|-----------|
| A-2?: | L (1)  | 406                   | —         | 206                   | —         | 0,640       | —         |
|       | R (1)  | 421                   | —         | 267                   | —         | 0,634       | —         |
| A-1:  | L (8)  | 451–530               | (495)     | 280–329               | (308)     | 0,609–0,638 | (0,623)   |
|       | R (4)  | 460–506               | (482)     | 277–317               | (296)     | 0,602–0,626 | (0,614)   |
| A:    | L (12) | 518–638               | (569)     | 360–451               | (395)     | 0,677–0,710 | (0,693)   |
|       | R (45) | 488–613               | (557)     | 348–430               | (392)     | 0,665–0,729 | (0,704)   |

zelt“, in zwei Proben (Ph18, 19) sogar „zahlreich“ eingestuft wurde, ist sie im übrigen Bereich „selten“ und nicht in jeder Probe vorhanden. Im K-Profil wurden meist nur zerdrückte Klappen gefunden.

Aus dem h/l-Diagramm (Abb. 6), in dem Meßwerte aus verschiedenen Proben der *trochiformis*- und *oxystoma*-Schichten (Tab. 6) aufgetragen sind, geht hervor, daß das Stadium A-1 zwar in der Klappenlänge einen fließenden Übergang zu A aufweist, hinsichtlich der Höhe aber eine deutliche Abgrenzung besteht. Obwohl die beiden Schalenhälften bei *P. suborbicularis* ausgesprochen ungleich gestaltet sind – R besitzt einen „Dorsalbuckel“ und überragt L dorsal, L weist eine ausgeprägte Ventralausbuchtung auf, womit sie R ventral überragt –, zeigen sich im h/l-Diagramm nur geringe Unterschiede zwischen R und L. Die Muskelnarben des zentralen Schließmuskelfeldes beider Schalenhälften sind identisch und entsprechen dem Muster der Unterfamilie Cyclocypridinae (Abb. 4g). Die Zähnenreihen am unteren Vorder- und Hinterrand von R (Taf. 3, Fig. 11a, b) begründen die Zugehörigkeit zur Gt. *Physocypris*. Aufgrund der ausgeprägten Asymmetrie der beiden Schalenhälften und der Ventralausbuchtung von L ist *P. suborbicularis* gegenüber anderen Arten der Gattung deutlich unterschieden.

#### Familie Ilyocyprididae KAUFMANN 1900

#### Gattung *Ilyocypris* BRADY & NORMAN 1889

Typus-Art: *Cypris gibba* RAMDOHR 1808.

#### *Ilyocypris binocularis* SIEBER 1905

Taf. 4, Fig. 1–12, Taf. 5, Fig. 1–11, Abb. 8, 9, Tab. 7, 9

\*1905 *Ilyocypris binocularis* n. sp. – SIEBER: 341, Textfig. 12, Taf. 9, Fig. 11, 18, 19.

1941 *Ilyocypris binocularis* SIEBER. – TRIEBEL: 299, Taf. 1, Fig. 6.

1965 *Ilyocypris binocularis* SIEBER 1905. – LUTZ: 274, Abb. 2.

Neotypus: 1 L, *trochiformis*-Schichten (S33), Taf. 4, Fig. 8; SMNS 25432/8.

Meßwerte: l = 945 µm, h = 540 µm, h/l = 0,57.

*I. binocularis* ist die häufigste Ostrakodenart in den Sedimenten des Steinheimer Beckens. Sie ist durchgehend von den *kleini*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Im Bereich *sulcatus*- bis *supremus*-Schichten ist sie, von wenigen Proben abgesehen, die dominante Art mit z. T. massenhaftem Vorkommen. In den *steinheimensis*-Schichten nimmt eine andere *Ilyocypris*-Art, *Ilyocypris* sp., diese dominante Stellung ein.

Das h/l-Diagramm (Abb. 7), in dem zwischen der maximalen Höhe der vorderen Klappenhälfte ( $h_v$ ) und der der hinteren Klappenhälfte ( $h_h$ ) differenziert wird, zeigt eine deutliche Abgrenzung der Ontogeniestadien von Stadium A-7 bis A. Es geht daraus sowie aus Tab. 7 auch hervor, daß L und R in ihren Maßen nicht differieren. Die Höhendifferenz zwischen  $h_v$  und  $h_h$  ist bei den Klappen von A geringer als bei denen der Larvenstadien. Klappen mit Hodenschlauchabdrücken wurden nicht gefunden.

*I. binocularis* ist sehr vielgestaltig. In typischer Ausprägung weisen die Klappen jeweils 5 Höcker auf, wovon 3 in einer dorsalen und 2 in einer ventralen Reihe angeordnet sind. Insbesondere der dritte Höcker der dorsalen Reihe kann sehr spitz ausgezogen und nach hinten gerichtet sein (vgl. Taf. 5, Fig. 11). Als wesentliches Merkmal der Art führt LUTZ (1965) die starke Einbuchtung des Ventralrandes an.

Sowohl die Ausgestaltung der Höcker als auch die Einbuchtung des Ventralrandes ist bei Klappen derselben Probe sehr variabel. Im Profilverlauf zeigt sich zudem eine deutliche Veränderung dieser Merkmale (s. u. und Abb. 8c). Als weiteres die Art kennzeichnendes Merkmal möchte ich den insbesondere bei L meist sehr deutlich ausgeprägten Winkel am Übergang Dorsalrand-Hinterrand anführen, der nur wenig größer als  $90^\circ$  ist, sowie das damit zusammenhängende Merkmal des infrakurvat ver-

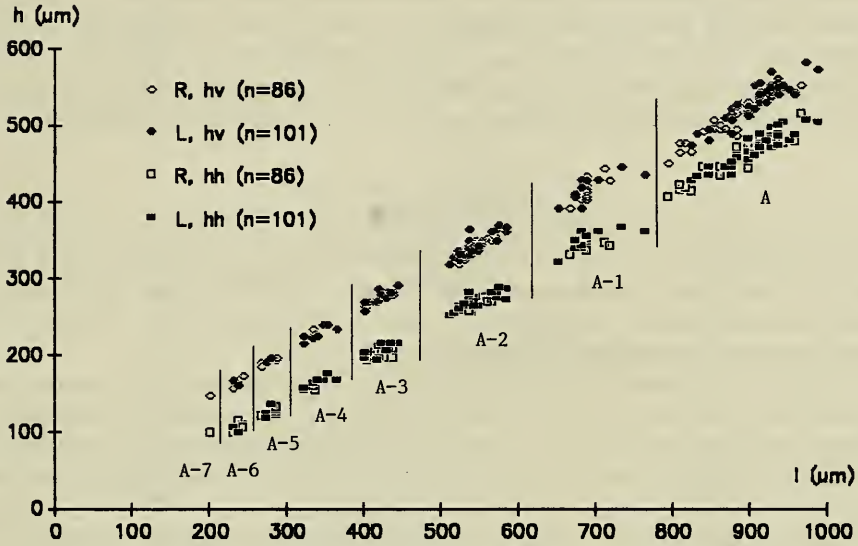


Abb. 7. *Ilyocypris binocularis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S37 (*oxystoma*-Schichten); es ist jeweils die größte Höhe der vorderen ( $h_v$ ) und der hinteren Klappenhälfte ( $h_h$ ) aufgetragen; die Ontogeniestadien A-7 bis A sind deutlich gegeneinander abgrenzbar.

Tab. 7. Meßwerte von *Ilyocypris binocularis*; untere *oxystoma*-Schichten (S37).

|      |   | n    | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|---|------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-7: | R | (1)  | 201       | —         | 146       | —         | 0,726         | —         |
| A-6: | L | (2)  | 232 / 238 | (235)     | 159 / 165 | (162)     | 0,668 / 0,711 | (0,690)   |
|      | R | (4)  | 232–244   | (240)     | 155–171   | (166)     | 0,668–0,701   | (0,691)   |
| A-5: | L | (3)  | 274–280   | (276)     | 189–195   | (191)     | 0,690–0,696   | (0,692)   |
|      | R | (6)  | 268–287   | (281)     | 189–195   | (192)     | 0,669–0,705   | (0,682)   |
| A-4: | L | (7)  | 323–366   | (341)     | 213–238   | (227)     | 0,634–0,690   | (0,664)   |
|      | R | (2)  | 335 / 338 | (337)     | 226 / 232 | (229)     | 0,669 / 0,693 | (0,681)   |
| A-3: | L | (9)  | 402–445   | (422)     | 256–290   | (274)     | 0,637–0,679   | (0,650)   |
|      | R | (10) | 402–439   | (421)     | 262–281   | (272)     | 0,631–0,656   | (0,646)   |
| A-2: | L | (27) | 512–585   | (543)     | 317–369   | (341)     | 0,607–0,676   | (0,627)   |
|      | R | (20) | 518–570   | (543)     | 317–354   | (337)     | 0,605–0,637   | (0,620)   |
| A-1: | L | (10) | 653–765   | (695)     | 390–445   | (418)     | 0,569–0,619   | (0,601)   |
|      | R | (10) | 668–720   | (692)     | 390–443   | (415)     | 0,583–0,628   | (0,599)   |
| A:   | L | (43) | 825–990   | (910)     | 473–582   | (531)     | 0,556–0,613   | (0,584)   |
|      | R | (33) | 795–968   | (883)     | 450–552   | (510)     | 0,548–0,594   | (0,578)   |

laufenden Hinterrandes. Verglichen mit der zweiten vorgefundenen *Ilyocypris*-Art, *Ilyocypris* sp., weist *I. binocularis* in der Regel in Dorsalansicht ein spitzer auslaufendes Vorder- und Hinterende auf, und die Verwachsungszonen sind breiter ausgebildet. Diese Merkmale scheinen aber mit der Ausprägung der Höcker zusammenzuhängen, da bei schwacher Ausprägung oder Fehlen derselben auch *I. binocularis*-Klappen stärker gewölbt sind und damit ein allmähliches Auslaufen von Vorder- und Hinterende gegeben ist. Anhand der genannten Merkmale konnte in den Proben der unteren *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- bis *sulcatus*-Schichten, *Ilyocypris* sp. von *I. binocularis* deutlich unterschieden werden (vgl. Tab. 9) und wird deshalb nicht als Variante von *I. binocularis* betrachtet. In den übrigen Proben muß aufgrund fließender Übergänge in der Merkmalsausprägung davon ausgegangen werden, daß die vorgefundenen *Ilyocypris*-Klappen alle derselben Art, *I. binocularis*, angehören.

### Veränderung im Profil

Die Veränderung im Profilverlauf hinsichtlich der Länge, des  $h/l$ -Verhältnisses, des  $h_h/h_v$ -Verhältnisses sowie der Ausprägung der Höcker sind in den Abb. 8, 9 dargestellt. In den *kleini*-, *steinheimensis*- und *tenuis*-Schichten waren zu wenige vollständig erhaltene Klappen vorhanden, um wie bei den aufgetragenen Werten 30–40 Einzelmessungen zu erhalten.

1. Länge. — Während die durchschnittliche Klappenlänge in den unteren *steinheimensis*-Schichten 830–850  $\mu\text{m}$  beträgt, ergibt sich in den oberen *steinheimensis*-Schichten ein Wert von 915  $\mu\text{m}$ . In den *sulcatus*-Schichten zeigt sich zunächst eine Abnahme der Länge bis auf Werte, die denen der unteren *steinheimensis*-Schichten entsprechen und z. T. sogar noch etwas niedriger liegen (821  $\mu\text{m}$  bei 11,3 m). Von den mittleren *sulcatus*- bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten ist wieder eine deutliche Zunahme der durchschnittlichen Klappenlänge zu erkennen, wobei in den oberen *sulcatus*- und unteren *trochiformis*-Schichten Werte von bis zu 970  $\mu\text{m}$  erreicht werden. Nach einer leichten Abnahme in den mittleren *trochiformis*-Schichten pendeln sich die Werte bis auf wenige Abweichungen im Bereich 900–950  $\mu\text{m}$  ein. Die Differenz zwischen dem niedrigsten (821  $\mu\text{m}$  bei 11,3 m) und höchsten (974  $\mu\text{m}$  bei 13,1 m) Mittelwert beträgt 153  $\mu\text{m}$ . Auf den niedrigen Wert bezogen entspricht dies einer Längendifferenz von 18,6%.

2.  $h/l$ -Verhältnis. — Im Unterschied zur eben betrachteten Klappenlänge, die eine absolute Meßgröße ist, stellt das  $h/l$ -Verhältnis eine relative Meßgröße dar, die als einfacher Formparameter gelten kann.

Die festgestellte Längenzunahme von den unteren zu den oberen *steinheimensis*-Schichten ist aufgrund des sich kaum verändernden  $h/l$ -Wertes als Größenzunahme zu bewerten, d. h. es hat auch die maximale Höhe vergleichbar zugenommen. Im weiteren Profilverlauf zeigt sich eine Verschiebung des  $h/l$ -Verhältnisses. In den unteren und mittleren *sulcatus*-Schichten liegen die  $h/l$ -Werte, von wenigen Ausnahmen abgesehen, über denen der *steinheimensis*-Schichten, die Klappen sind also relativ höher, während sie in den oberen *sulcatus*-Schichten bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten in der Regel darunter liegen, also relativ flacher sind. Die in diesem Profilabschnitt festgestellten Längenveränderungen sind demnach nicht mit gleichlaufenden Höhenveränderungen verbunden. Von den mittleren *trochiformis*-Schichten an verschiebt sich das  $h/l$ -Verhältnis wieder zu höheren Werten und überhaupt den höchsten Werten hin, die in den *oxystoma*-Schichten weitgehend beibehalten werden. Da sich die durchschnittliche Klappenlänge in diesem Bereich nicht



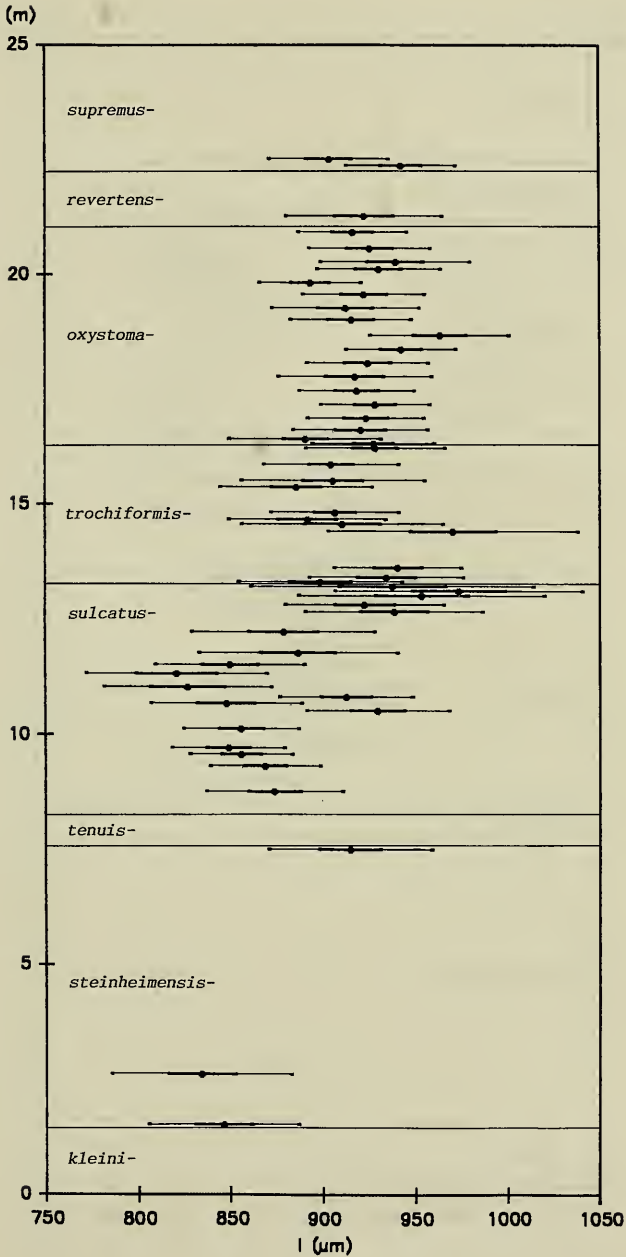


Abb. 8a. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung der Klappenlänge ( $l$ ) im Profilverlauf. Die Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil (vgl. Abb. 20). Aufgetragen sind Mittelwerte aus 30–40 Einzelmessungen. Die Standardabweichung ( $s$ ) – dünne Balken – sowie die Konfidenzgrenzen ( $\mu$ , der wahre Mittelwert liegt mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% in den angegebenen Grenzen) – dicke Balken – sind jeweils eingezeichnet.

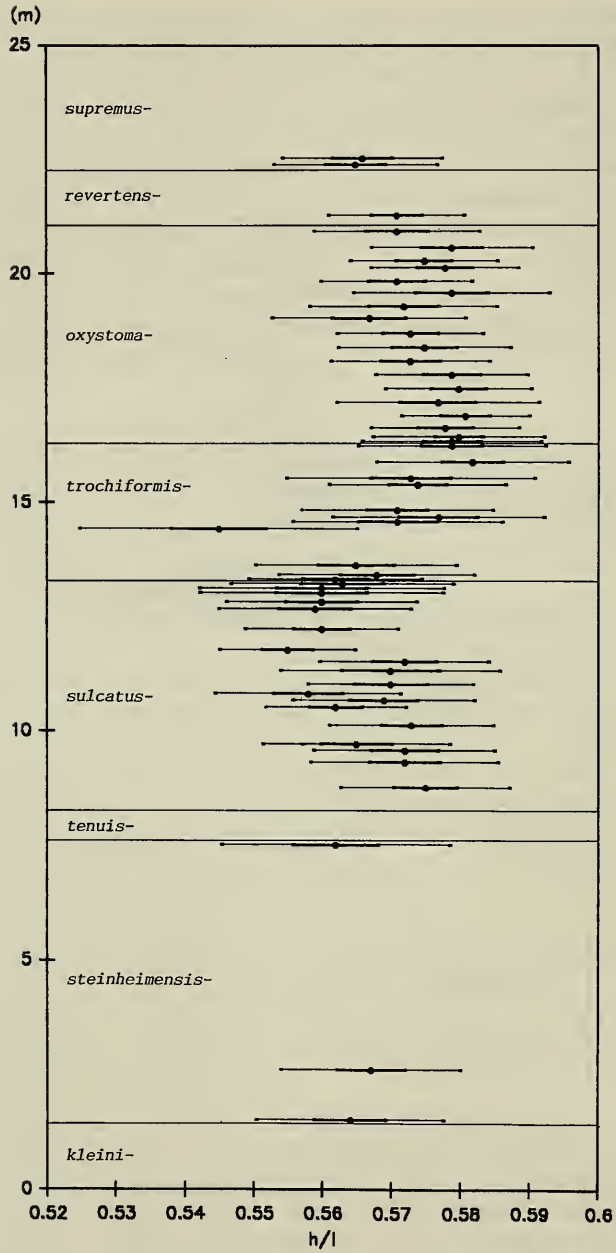


Abb. 8b. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des Höhen/Längen-Verhältnisses (h/l) im Profilverlauf (Erläuterungen siehe Abb. 8a).

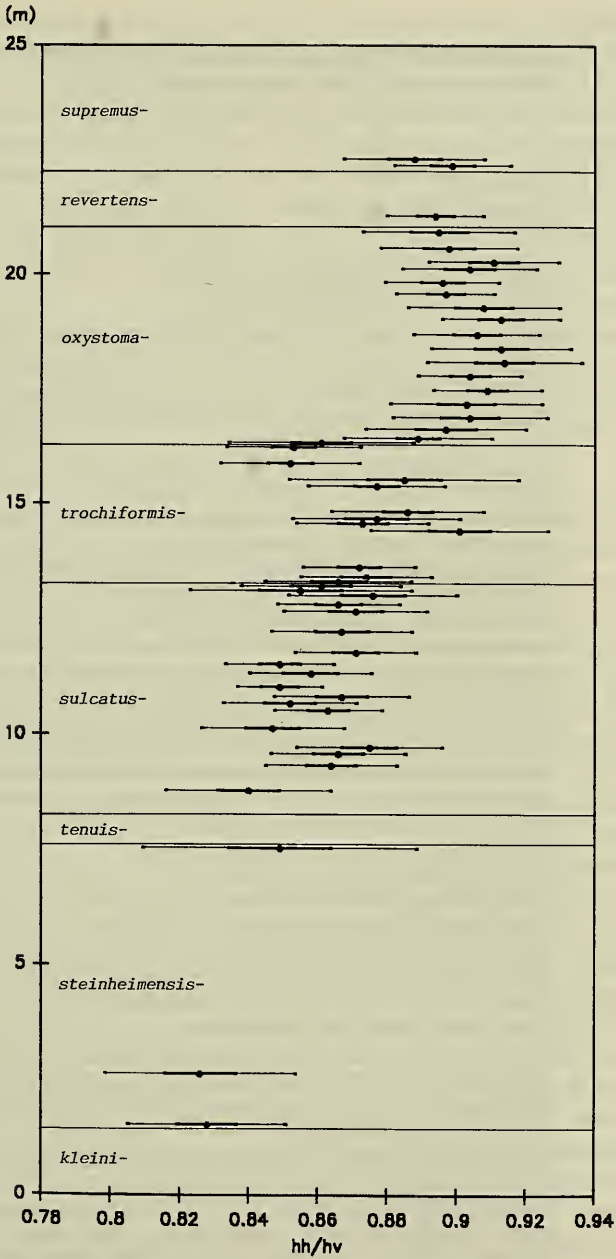


Abb. 8c. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des Verhältnisses der größten Höhe der hinteren zur größten Höhe der vorderen Klappenhälfte ( $h_h/h_v$ ) im Profilverlauf (Erläuterungen siehe Abb. 8a).

wesentlich vermindert, sind die höheren  $h/l$ -Werte Ausdruck einer Höhenzunahme der Klappen. In den *supremus*-Schichten sind schließlich wieder flachere Klappen vorhanden.

3.  $h_h/h_v$ -Verhältnis. — Diese ebenfalls relative Meßgröße kann als indirektes Maß für die Neigung des Dorsalrandes gelten, steht aber auch in Zusammenhang mit dem von LUTZ (1965) angegebenen, die Art *I. binocularis* charakterisierenden Merkmal der Einbuchtung des Ventralrandes. Kleine  $h_h/h_v$ -Werte zeigen einen großen Unterschied zwischen der hinteren und der vorderen Klappenhöhe an, womit eine stärkere Neigung des Dorsalrandes nach hinten und meist auch eine stärkere Einbuchtung des Ventralrandes verbunden ist.

Aus Abb. 8c geht eine Gesamttendenz der stetigen Zunahme der Mittelwerte mit einer deutlichen Regression im Bereich der oberen *trochiformis*-Schichten beim Übergang in die *oxystoma*-Schichten hervor. Die Neigung des Dorsalrandes nimmt also im Profilverlauf tendenziell ab, und auch die ventrale Einbuchtung wird schwächer.

4. Ausprägung der Höcker. — Die Erfassung der Skulpturveränderung ist mittels einfacher Meßgrößen nicht möglich. Eine zunächst beabsichtigte Beurteilung der Skulptur durch Messen der maximalen Klappenbreite im Bereich des dritten Höckers der dorsalen Höckerreihe erwies sich als nicht möglich, da höckerlose Klappen und Klappen mit geringer Höckerausprägung meist eine stärkere Wölbung aufweisen als Klappen mit spitz auslaufenden Höckern und damit die Meßwerte der maximalen Klappenbreite sich oft nur geringfügig unterscheiden. Die deutlich sichtbaren Unterschiede kommen dabei nicht zum Ausdruck. Außerdem sind gerade die am markantesten ausgeprägten Höcker in der Regel nach hinten orientiert, was ebenfalls nicht mit einer wesentlichen Breitenzunahme einhergeht. Deshalb wurden vier gut abgrenzbare Skulpturtypen definiert und jeweils deren prozentualer Anteil je Probe errechnet:

Typ 1: höckerlos (Taf. 5, Fig. 1–5)

Typ 2: schwach ausgeprägte stumpfe Höcker  
(Taf. 4, Fig. 5–7, 10–12).

Typ 3: deutlich ausgeprägte stumpfe Höcker  
(Taf. 4, Fig. 4, 9, Taf. 5, Fig. 6, 10).

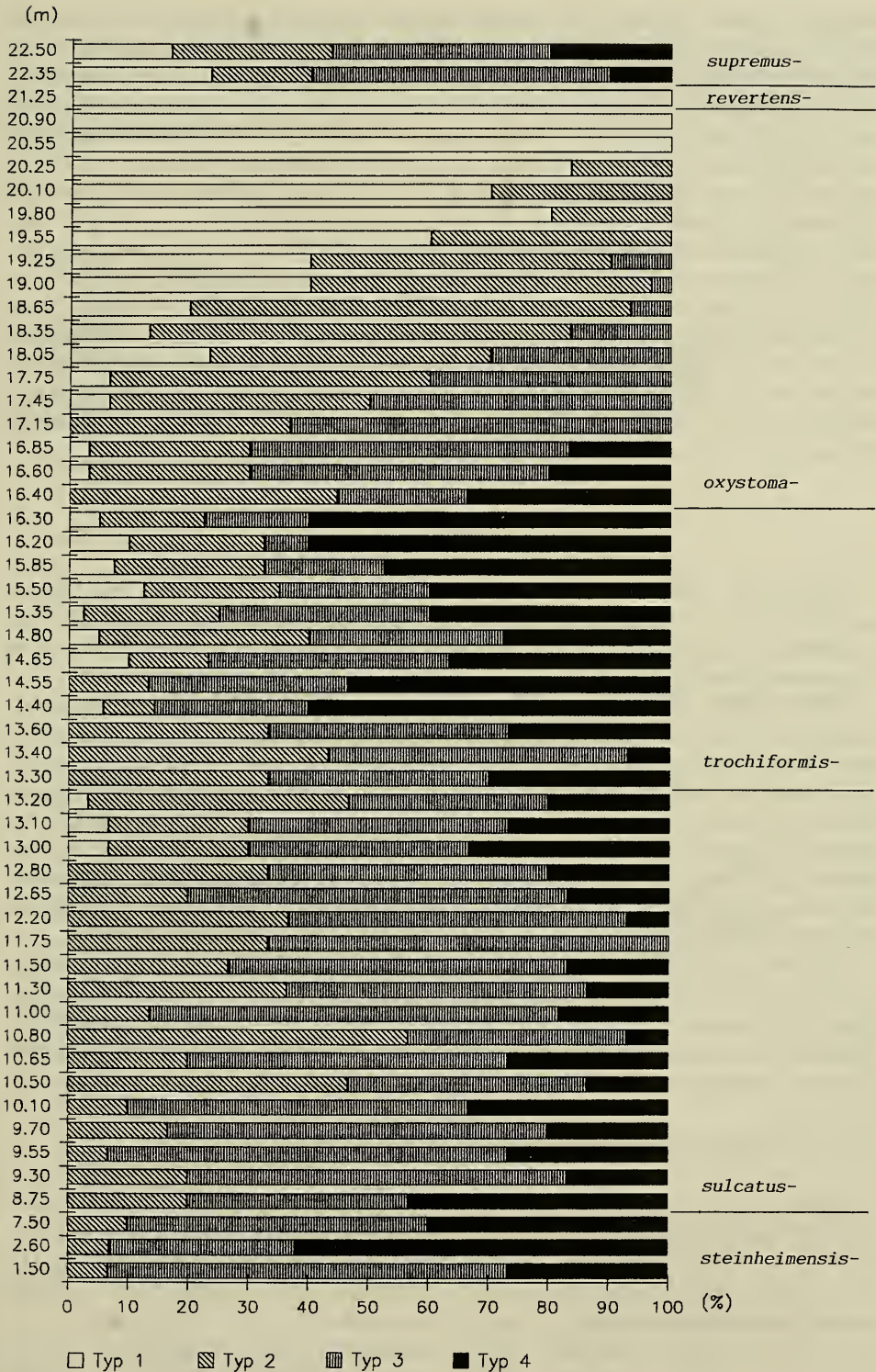
Typ 4: kräftig ausgeprägte Höcker; dritter Höcker der dorsalen Reihe spitz auslaufend  
(Taf. 4, Fig. 1–3, 8, Taf. 5, Fig. 7, 9, 11).

Auch dieses Verfahren kann natürlich die Vielfalt der Skulpturvarianten letzten Endes nicht zum Ausdruck bringen. Eine Verfeinerung durch Aufstellen weiterer Typen würde aber einerseits den subjektiven Charakter dieses Verfahrens noch erhöhen und andererseits die Überschaubarkeit im Diagramm erschweren.

Aus Abb. 9 geht hervor, daß in den drei Proben aus den *steinheimensis*-Schichten jeweils mindestens 90% der Klappen eine deutlich ausgeprägte Höckerskulptur (Typ 3 und 4) aufweisen und davon in einer Probe mehr als 60% auch spitz aus-

---

Abb. 9. *Ilyocypris binocularis*; Veränderung des %-Anteils der 4 Skulpturtypen im Profilverlauf (Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil, vgl. Abb. 20): Typ 1 = höckerlos, Typ 2 = schwach ausgeprägte, stumpfe, Höcker, Typ 3 = deutlich ausgeprägte, stumpfe Höcker, Typ 4 = kräftig ausgeprägte Höcker und dritter Höcker der dorsalen Reihe spitz auslaufend. Es wurden dieselben Klappen (jeweils 30–40 Stück) wie in Abb. 8 bewertet.



laufende Höcker (Typ 4) besitzen. Im Bereich der *sulcatus*-Schichten ist von den unteren zu den mittleren *sulcatus*-Schichten eine mäßige Abnahme der Anteile an Klappen mit ausgeprägter Höckerskulptur erkennbar. Insbesondere geht der Anteil an spitzhöckerigen Klappen deutlich zurück. In den oberen *sulcatus*-Schichten erhöht sich deren Anteil aber wieder und erreicht in den *trochiformis*-Schichten erneut Werte bis zu 60%. Trotz dieser deutlichen Dominanz der Klappen mit ausgeprägter Höckerskulptur findet sich in den Proben dieser Schichten aber das gesamte Spektrum der Höckerausprägung, inklusive des höckerlosen Typ 1, wieder. In den sich anschließenden *oxystoma*-Schichten nehmen die Formen mit schwach ausgeprägten Höckern und die höckerlosen Formen zunehmend größere Anteile ein, so daß spitzhöckerige Formen nur noch in den unteren *oxystoma*-Schichten und Formen des Typ 3 bis in den Bereich der mittleren *oxystoma*-Schichten vorkommen. In den obersten *oxystoma*- sowie den *revertens*-Schichten sind schließlich allein höckerlose Formen vorhanden. Erst in den beiden Proben der unteren *supremus*-Schichten treten wieder alle Skulpturtypen auf, und mehr als 50% der Klappen weisen kräftig ausgeprägte Höcker auf.

*Ilyocypris* sp.

Taf. 6, Fig. 1–5, Abb. 10, Tab. 8, 9

*Ilyocypris* sp. wird, wie oben bereits erwähnt, nicht als Formvariante von *I. binocularis* gedeutet, da sie sich aufgrund der in Tab. 9 angeführten Merkmale von dieser unterscheiden läßt. Sie ist eine Art, die eher dem sehr unklar umgrenzten Arten- oder Formenkreis von *Ilyocypris bradyi* und *Ilyocypris gibba* zuzuordnen ist.

Das Auftreten von *Ilyocypris* sp. beschränkt sich auf die unteren *Gyraulus*-Schichten, *kleini*- und *sulcatus*-Schichten. In den *kleini*-Schichten ist sie „zahlreich“, in den *steinheimensis*-Schichten „häufig“ vorhanden und meist die dominante Art. In den *tenuis*- und *sulcatus*-Schichten tritt sie mit Ausnahme von Probe SF16 (untere *sulcatus*-Schichten) nur noch „vereinzelt“ bis „selten“ auf. Auch bei dieser Art zeigen sich beim Vergleich der Klappen älterer mit denen jüngerer Schichten Unterschiede. So weisen die Klappen aus Probe SF16 (untere *sulcatus*-Schichten) gegenüber denen der Probe B29, 2 (*steinheimensis*-Schichten) eine deutlichere Ausprägung der Höhendifferenz zwischen  $h_v$  und  $h_h$  auf (vgl. Abb. 10 und Tab. 8).

Auf eine genauere Zuordnung oder eventuelle Neubeschreibung von *Ilyocypris* sp. muß hier verzichtet werden, denn die Artabgrenzung innerhalb der Gattung *Ilyocypris* allein anhand von Klappenmerkmalen ist völlig unklar. Obwohl allenthalben die große Variabilität von *Ilyocypris*-Arten sowie die geringe Artspezifität, die deren Skulptur beizumessen ist, betont wird, werden letzten Endes aber doch gerade

Tab. 8. Meßwerte von *Ilyocypris* sp.

|  | n | l (µm) | $\bar{x}$ | h (µm) | $\bar{x}$ | h/l   | $\bar{x}$   |         |
|--|---|--------|-----------|--------|-----------|-------|-------------|---------|
| <i>steinheimensis</i> -Schichten (B29,2) |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:                                       | L | (20)   | 743–885   | (822)  | 409–495   | (461) | 0,529–0,589 | (0,560) |
|  | R | (20)   | 758–923   | (823)  | 405–495   | (447) | 0,519–0,568 | (0,543) |
| untere <i>sulcatus</i> -Schichten (SF16) |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:                                       | L | (25)   | 735–960   | (846)  | 398–525   | (479) | 0,508–0,614 | (0,567) |
|  | R | (25)   | 758–960   | (850)  | 420–525   | (476) | 0,537–0,579 | (0,560) |

Skulpturmerkmale zur Artabgrenzung herangezogen. Die Ausführungen zu *I. binocularis* zeigen, daß die Variabilität von *Ilyocypris*-Arten recht breit sein kann. Versteht man die „Art“ im biologischen Sinn, wird auch hier nur der Weg über eine Revision der rezenten Arten bleiben, bei der ein ökologisch möglichst weitgestreutes Material betrachtet werden sollte.

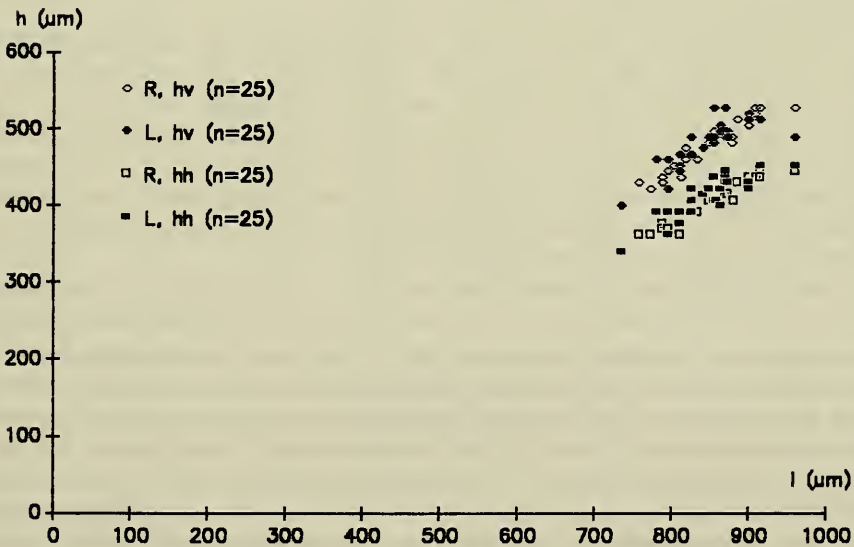
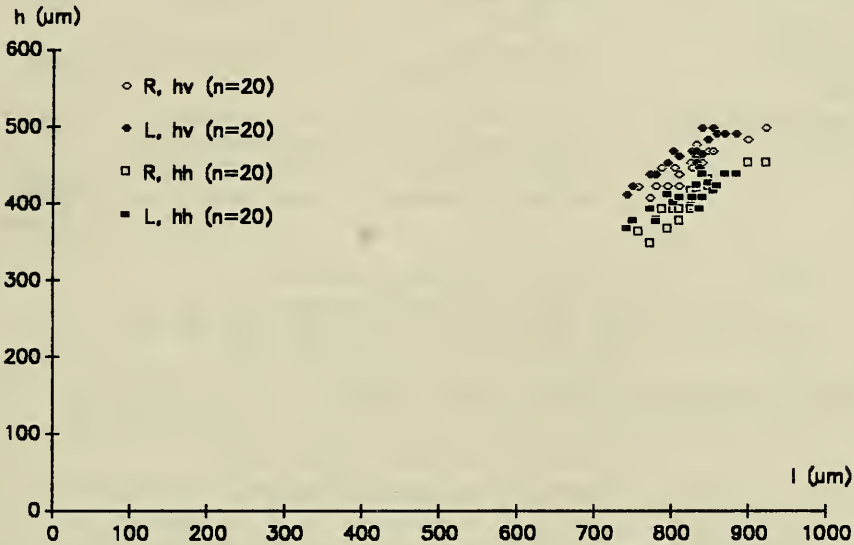


Abb. 10. *Ilyocypris* sp.; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen adulter Individuen; oben: der Probe B29, 2 (*steinheimensis*-Schichten), unten: der Probe SF16 (*sulcatus*-Schichten); es ist jeweils die größte Höhe der vorderen ( $h_v$ ) und hinteren Klappenhälfte ( $h_h$ ) aufgetragen.

Tab. 9. Vergleich von *Ilyocypris* sp. mit *Ilyocypris binocularis*.

|   | <i>Ilyocypris</i> sp. | <i>Ilyocypris binocularis</i>                                      |
|---|-----------------------|--|
| Winkel zwischen Dorsal- und Hinterrand: | stumpf                | nahezu rechtwinkelig   |
| Hinterrand:                             | äquikurvat            | infrakurvat  |
| Ventralrand:                            | schwach konkav        | deutlich konkav  |
| Hinterende in Dorsalansicht:            | gerundet              | meist spitz auslaufend   |
| Skulptur                                |                       |  |
| – Grübchenstruktur:                     | eher feinmaschig      | eher grobmaschig   |
| – Höcker:                               | selten vorhanden      | häufig vorhanden   |
|   | 2 dorsal, 1 ventral   | 3 dorsal, 2 ventral  |
|   | schmale Höckerbasis   | breite Höckerbasis, die beiden ventralen häufig basal verschmolzen |

## Familie Cyprididae BAIRD 1845

## Unterfamilie Cyprinotinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Cyprinotus* BRADY 1886Typus-Art: *Cyprinotus cingalensis* BRADY 1886.*Cyprinotus inaequalis* (SIEBER 1905)

Taf. 6, Fig. 6–9, Abb. 11, Tab. 10

\* 1905 *Cypris inaequalis* n. sp. – SIEBER: 337, Textfig. 9, Taf. 9, Fig. 1–4.  
 non 1907 *Cypria inaequalis* SIEBER sp. – MEHES: 524, Taf. 5, Fig. 1–5.  
 Neotypus: 1 R, *oxystoma*-Schichten (Ph12), Taf. 6, Fig. 7, 7a; SMNS 25434/2.  
 Meßwerte: l = 1140 µm, h = 762 µm, h/l = 0,67.

*C. inaequalis* wurde in einem recht engen Bereich in den *oxystoma*-Schichten (Ph8–19) gefunden. Als „zahlreich“ bis „häufig“ kann sie nur für einen noch engeren Bereich (Ph16–19) eingestuft werden. Ein Schalenbruchstück mit erhaltenem Vorderrand einer R (Taf. 6, Fig. 9), das in den unteren *supremus*-Schichten (K19) gefunden wurde und mit großer Wahrscheinlichkeit dieser Art zuzuordnen ist, liefert aber einen Hinweis darauf, daß *C. inaequalis* später erneut im Steinheimer See auftrat. Im Unterschied zu den Exemplaren aus den *oxystoma*-Schichten weist das Bruchstück eine retikulierte Oberfläche auf.

Anhand der Klappen der Probe Ph19 wurde eine Abgrenzung der Ontogeniestadien mittels eines h/l-Diagramms versucht (Abb. 11). Die aufgetragenen Meßwerte zeigen zwar eine deutliche Gruppierung der A und auch der kleinsten der gemessenen Klappen, A-4, eine eindeutige Abgrenzung der übrigen Stadien geht aber daraus nicht hervor, so daß die hier dargestellte Interpretation unsicher bleibt. Die Meßwerte der Stadien A-4 bis A (Tab. 10) belegen, daß L stets länger als R ist; sie umgreift R frontal und caudal. Hinsichtlich der Höhe zeigt sich ein deutlicher Unterschied erst bei A, wo R aufgrund der Ausbildung eines Dorsalbuckels deutlich höher ist. Der durchschnittliche h/l-Wert von R ist hier deutlich höher als bei L, während er bei den übrigen Stadien nur jeweils knapp über dem von L liegt.

## Bemerkungen zur Systematik

SIEBER (1905: 338) äußert bereits die Vermutung, daß *Cypris inaequalis* aufgrund der Saumverhältnisse, der Bezahnung des Außenrandes sowie der Muskelabdrücke



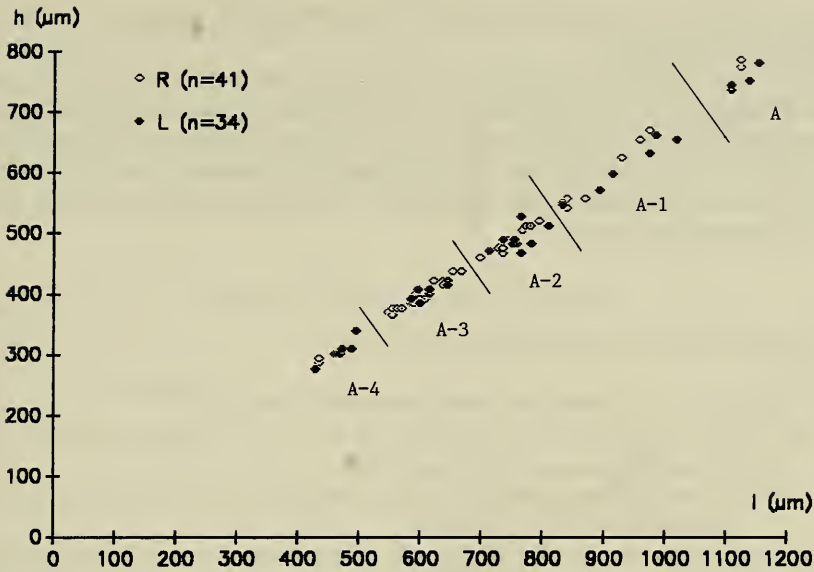


Abb. 11. *Cyprinotus inaequalis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe Ph19 (*oxystoma*-Schichten); während die Ontogeniestadien A-4 und A deutlich abgegrenzt sind, ist die Abgrenzung von A-3 bis A-1 nicht zweifelsfrei.

Tab. 10. Meßwerte von *Cyprinotus inaequalis*; *oxystoma*-Schichten (Ph19).

|      |   | n    | l (µm)      | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|---|------|-------------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-4: | L | (6)  | 428– 495    | (470)     | 275–338   | (305)     | 0,631–0,683   | (0,649)   |
|      | R | (3)  | 435– 461    | (444)     | 285–300   | (293)     | 0,651–0,674   | (0,660)   |
| A-3: | L | (7)  | 585– 645    | (614)     | 383–420   | (402)     | 0,638–0,680   | (0,655)   |
|      | R | (18) | 548– 668    | (598)     | 364–435   | (394)     | 0,638–0,676   | (0,658)   |
| A-2: | L | (10) | 713– 810    | (760)     | 465–525   | (487)     | 0,608–0,686   | (0,640)   |
|      | R | (12) | 698– 795    | (751)     | 458–518   | (488)     | 0,633–0,660   | (0,651)   |
| A-1: | L | (7)  | 833–1020    | (922)     | 544–660   | (600)     | 0,638–0,669   | (0,651)   |
|      | R | (6)  | 840– 975    | (903)     | 540–668   | (599)     | 0,638–0,685   | (0,663)   |
| A:   | L | (4)  | 1110–1155   | (1129)    | 735–780   | (752)     | 0,658–0,675   | (0,666)   |
|      | R | (2)  | 1125 / 1125 | (1125)    | 773 / 784 | (779)     | 0,687 / 0,697 | (0,692)   |

in die Gattung *Cyprinotus* zu stellen sei. Aufgrund des deutlichen Dorsalbuckels und der Höckerreihen am Vorder- und Hinterrand von R gehört die Art gemäß den Ausführungen von MALZ (1976) unzweifelhaft in die Gattung *Cyprinotus*. Nach MALZ (1976: 191) gilt *Cyprinotus subtriangulatus* (GAGIC 1972) aus miozänen Ablagerungen Serbiens als bislang älteste *Cyprinotus*-Art, die das Merkmal Dorsalbuckel aufweist. Diese ist im Unterschied zu *C. inaequalis* sehr viel kleiner ( $l = 0,61–0,68$  mm) und weist einen „Links-Buckel“ auf. *C. inaequalis* stellt demnach die bislang älteste Art der Gattung mit einem „Rechts-Buckel“ dar. Es sei hier angemerkt, daß *Cypris fraasi* SCHÜTZE 1907 aus der Bunten Breccie von Weilheim/Ries ebenfalls der Gattung *Cyprinotus* s. str. zuzordnen ist und ebenso wie die vermutlich mit ihr identische *Cyprinotus* sp., die kürzlich in Proben aus der USM

(Eggingen-Mittelhart 2, Ulmer-Schichten, leg. WERNER) gefunden wurde, einen „Links-Buckel“ aufweist.

Die von MEHES (1907) aufgeführte *Cypria inaequalis* SIEBER sp. ist mit Sicherheit nicht identisch mit *Cyprinotus inaequalis*. Allein der immense Größenunterschied (*Cypria inaequalis*:  $l = 0,44/0,48$  mm), aber auch seine Darstellungen (MEHES 1907: Taf. 5, Fig. 1–5) schließen dies aus. Aufgrund der Größe, der Form und der Höckerreihe am Schalenrand von R handelt es sich hierbei möglicherweise um eine Art der Gattung *Physocypria*.

### Gattung *Heterocypris* CLAUS 1893

Typus-Art: *Cypris incongruens* RAMDOHR 1808.

#### *Heterocypris steinheimensis* (LUTZ 1965)

Taf. 7, Fig. 1–6, Taf. 8, Fig. 1–5, Taf. 9, Fig. 1–7, Abb. 4h, 12, 13, Tab. 11, 13

1905 *Cypris* ? – SIEBER: 345, Textfig. 14.

\* 1965 *Cyprinotus incongruens* (RAMDOHR 1808) ssp. *steinheimensis* n. ssp. – LUTZ: 301, Abb. 20, Taf. 13, Fig. 6, 7.

*H. steinheimensis* ist von den *kleini*- bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten vorhanden. In den tieferen *Gyraulus*-Schichten (*kleini*-, *steinheimensis*-, *tenuis*-Schichten) und in den mittleren *trochiformis*-Schichten ist sie als „selten“ bis „vereinzelt“ einzuordnen. In den *sulcatus*- und unteren *trochiformis*-Schichten ist sie dagegen „zahlreich“ bis „häufig“ vorhanden. In diesem Bereich stimmt die sich ebenfalls im Profil verändernde Art am besten mit der Beschreibung von LUTZ (1965) überein.

Das h/l-Diagramm (Abb. 12) zeigt die Abgrenzung der Ontogeniestadien A-5 bis A. Aus den dazugehörigen Meßwerten (Tab. 11) geht hervor, daß L bei allen erfaßten Stadien jeweils sowohl länger als auch höher ist als R. Der von A-5 nach A abnehmende h/l-Wert zeigt an, daß beide Klappen während der Larvalentwicklung eine zunehmende Streckung erfahren.

### Veränderung im Profil

Die in den Proben der *kleini*- und *steinheimensis*-Schichten gefundenen Klappen, unter denen sich auch Exemplare mit deutlichen Hodenschlauchabdrücken befinden (Taf. 7, Fig. 1–4), wurden zunächst nicht *H. steinheimensis* zugeordnet. Sie unterscheiden sich von Exemplaren aus den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten durch ihre geringere Größe, eine schmalere Innenlamelle und Verwachsungszone, eine deutlichere Ausprägung der Höckerreihe am unteren Vorder- und Hinterrand von R sowie ein in Dorsalansicht nicht schnabelartig zulaufendes Vorder- und Hinterende. In den *tenuis*- und unteren *sulcatus*-Schichten (SF18, SF8, SF16) fanden sich aber Klappen, die die genannten Unterschiede verwischen (Taf. 7, Fig. 3–6). Ich möchte daher die Hypothese aufstellen, daß auch bei *H. steinheimensis* im Übergangsbereich von den *steinheimensis*- in die *sulcatus*-Schichten eine morphologische Veränderung einsetzt, die im wesentlichen in einer stärkeren Ausprägung des vorderen und hinteren Schalenrandes besteht. Damit verbunden ist die in Dorsalansicht schnabelartige Ausprägung des Vorder- und Hinterendes, die im Profilverlauf nach oben zu immer deutlicher wird, und die breitere Ausprägung der Innenlamelle und Verwachsungszone, die bei R die Reduktion des gattungsspezifischen Merkmals der Höckerreihen

am unteren Vorder- und Hinterrand mit sich bringt. Da Klappen männlicher Tiere in jüngeren Schichten als den unteren *sulcatus*-Schichten (SF15) nicht mehr gefunden wurden, die Art aber erst danach ihr individuenreichstes Vorkommen im Profil aufweist, könnte der Beginn der morphologischen Veränderung mit dem Übergang von zweigeschlechtlicher zu parthenogenetischer Reproduktion zusammenfallen.

Als Besonderheit wurde in den *tenuis*-Schichten (SF18) eine L (!) mit Höckern am unteren Vorder- und Hinterrand gefunden (Taf. 8, Fig. 5).

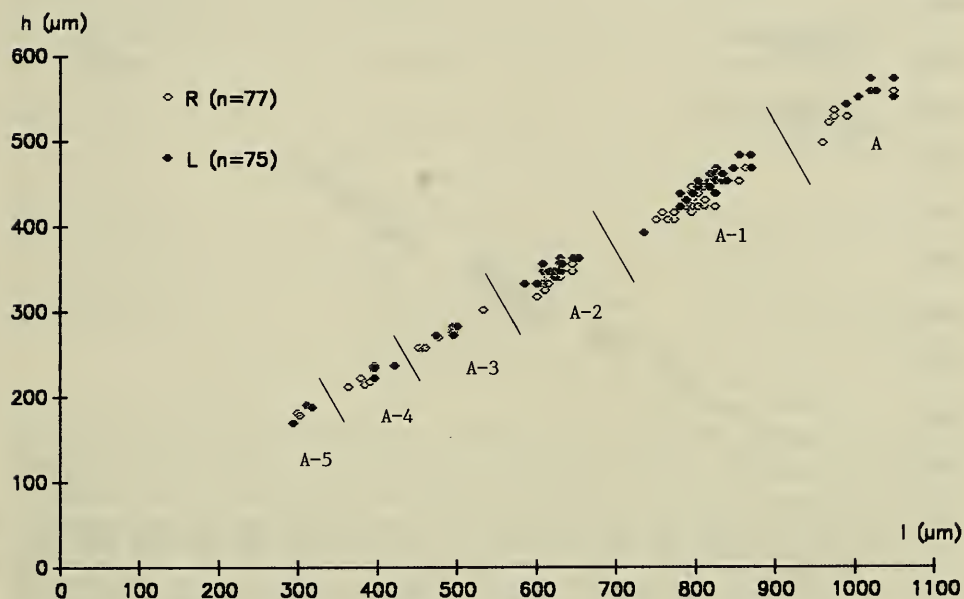


Abb. 12. *Heterocypris steinheimensis*; h/l-Diagramm rechter und linker Klappen der Probe S17 (*trochiformis*-Schichten); die Ontogeniestadien A-5 bis A sind gut abgrenzbar.

Tab. 11. Meßwerte von *Heterocypris steinheimensis*; untere *trochiformis*-Schichten (S17).

|      |   | n    | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|---|------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-5: | L | (3)  | 293– 317  | (307)     | 168–189   | (181)     | 0,573–0,608   | (0,589)   |
|      | R | (2)  | 299 / 302 | (301)     | 177 / 180 | (179)     | 0,586 / 0,602 | (0,594)   |
| A-4: | L | (5)  | 393– 421  | (400)     | 220–235   | (231)     | 0,556–0,593   | (0,577)   |
|      | R | (4)  | 363– 390  | (379)     | 210–220   | (215)     | 0,554–0,582   | (0,567)   |
| A-3: | L | (5)  | 473– 500  | (491)     | 270–280   | (275)     | 0,545–0,571   | (0,560)   |
|      | R | (8)  | 451– 533  | (483)     | 255–300   | (271)     | 0,557–0,568   | (0,562)   |
| A-2: | L | (19) | 585– 653  | (623)     | 330–360   | (348)     | 0,543–0,581   | (0,558)   |
|      | R | (20) | 585– 645  | (619)     | 315–353   | (338)     | 0,525–0,567   | (0,547)   |
| A-1: | L | (36) | 735– 870  | (820)     | 390–480   | (449)     | 0,527–0,564   | (0,547)   |
|      | R | (36) | 750– 863  | (803)     | 405–465   | (428)     | 0,509–0,557   | (0,533)   |
| A:   | L | (7)  | 990–1050  | (1023)    | 540–570   | (555)     | 0,522–0,559   | (0,543)   |
|      | R | (7)  | 960–1050  | (987)     | 495–555   | (525)     | 0,516–0,547   | (0,532)   |

## Bemerkungen zur Systematik

Aufgrund des fehlenden dorsalen Schalenbuckels ist *H. steinheimensis* nach den Ausführungen von MALZ (1976) in die Gattung *Heterocypris* zu stellen. Die Unterschiede zu *Heterocypris incongruens* sind so augenfällig, daß *H. steinheimensis* nicht als Unterart dieser Art gelten kann. Einige dieser Abweichungen sind in Tab. 13 zusammengestellt. Allein der Vergleich der h/l-Meßwerte beider Arten (Abb. 13) zeigt sehr deutliche Unterschiede. Den Meßwerten von *H. incongruens* liegt Klapp-

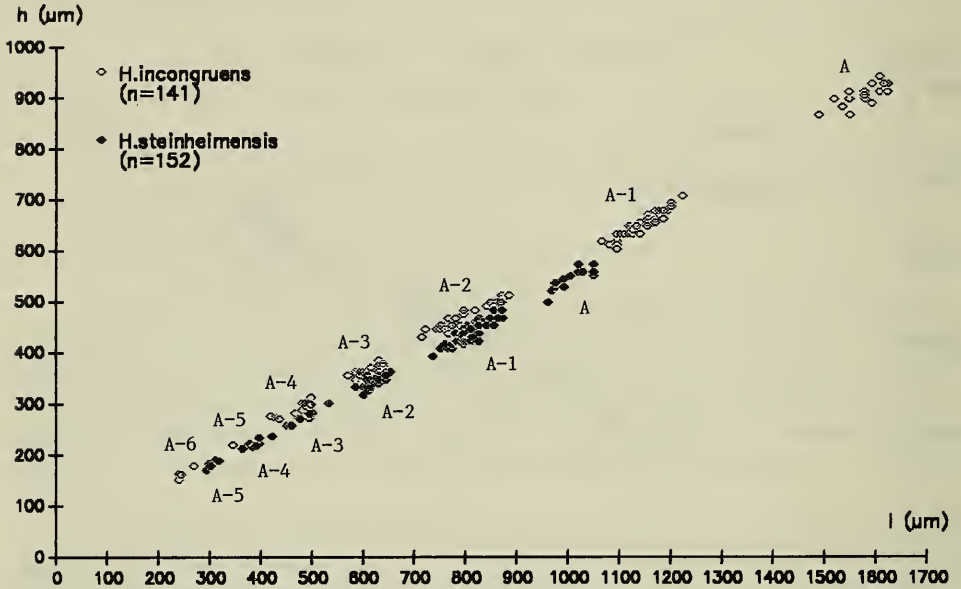


Abb. 13. Vergleich der h/l-Diagramme von *Heterocypris incongruens* (rezent, Stadtfriedhof Tübingen) und *Heterocypris steinheimensis* ( $\triangle$  Abb. 12); es wurden jeweils rechte und linke Klappen einbezogen, die aber nicht durch gesonderte Symbole dargestellt sind.

Tab. 12. Meßwerte von *Heterocypris incongruens*; rezent (Stadtfriedhof Tübingen).

|      | n      | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|--------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-6: | L (2)  | 240 / 240 | (240)     | 158 / 161 | (160)     | 0,658 / 0,671 | (0,665)   |
|      | R (3)  | 240- 268  | (251)     | 150-177   | (162)     | 0,625-0,660   | (0,646)   |
| A-5: | L (1)  | 345       | —         | 218       | —         | 0,632         | —         |
| A-4: | L (6)  | 427- 497  | (480)     | 271-311   | (297)     | 0,606-0,626   | (0,619)   |
|      | R (10) | 418- 497  | (470)     | 268-300   | (287)     | 0,594-0,656   | (0,611)   |
| A-3: | L (8)  | 585- 630  | (599)     | 345-383   | (359)     | 0,590-0,608   | (0,600)   |
|      | R (15) | 570- 638  | (606)     | 345-375   | (363)     | 0,582-0,619   | (0,599)   |
| A-2: | L (20) | 720- 885  | (805)     | 443-510   | (473)     | 0,569-0,615   | (0,589)   |
|      | R (12) | 713- 870  | (796)     | 428-495   | (463)     | 0,569-0,600   | (0,582)   |
| A-1: | L (20) | 1065-1223 | (1147)    | 608-705   | (653)     | 0,562-0,578   | (0,570)   |
|      | R (22) | 1080-1185 | (1141)    | 600-675   | (644)     | 0,548-0,577   | (0,564)   |
| A:   | L (11) | 1533-1622 | (1576)    | 863-923   | (891)     | 0,557-0,576   | (0,565)   |
|      | R (11) | 1488-1615 | (1552)    | 863-937   | (899)     | 0,571-0,588   | (0,579)   |

Tab. 13. Vergleich von *Heterocypris steinheimensis* mit *Heterocypris incongruens*.

|   | <i>H. incongruens</i>                                      | <i>H. steinheimensis</i>                       |
|---|--|--|
| Länge (µm):                             | 1500–1600  | 960–1050                                       |
| h/l-Verhältnis:                         | R>L  | L>R  |
| Lage von h <sub>max</sub> :             | hinter 1/2 l<br>(L: 0,53 l, R: 0,54 l)                     | vor 1/2 l<br>(L: 0,45 l, R: 0,47 l)            |
| Lage des zentralen Schließmuskelfeldes: | vor h <sub>max</sub> .                                     | bei h <sub>max</sub> .                         |
| Form der frontalen Muskelnarbe:         | langgezogen (Abb. 4i)                                      | rund (Abb. 4h)                                 |
| Verlauf des Ventralrandes:              | R und L: ± gerade  | R: deutlich konkav<br>L: schwach konkav        |
| Randständige Porenkanäle bei L:         | kaum sichtbar  | deutlich ausgeprägt                            |
| Schalenoberfläche:                      | glatt  | retikuliert                                    |
| Gehäuseform in Dorsalansicht:           | allmähliche Verjüngung zum Vorderende, Hinterende gerundet | Vorder- und Hinterende schnabelartig zulaufend |

penmaterial einer rezenten Population (Stadtfriedhof Tübingen, Brunnentrog, Mai 1989) zugrunde. In Tab. 12 sind die dazugehörigen Meßwerte zusammengestellt.

Von den Arten *Heterocypris francofurti* (LIENENKLAUS 1905), *Heterocypris parva* (LIENENKLAUS 1905) und *Heterocypris pechelbronensis* (STCCEPINSKY 1960) unterscheidet sich *H. steinheimensis* durch einen steiler nach vorn abfallenden Dorsalrand und die Lage des zentralen Schließmuskelfeldes unmittelbar im Bereich der maximalen Höhe. Formen aus den mittleren *sulcatus*- bis mittleren *trochiformis*-Schichten weisen als weitere Unterschiede eine breitere Innenlamelle und Verwachsungszone, eine deutlichere Einbuchtung des Ventralrandes, schwach ausgeprägte oder fehlende Höckerreihen am unteren Vorder- und Hinterrand sowie das in Dorsalansicht schnabelartige Auslaufen des Vorder- und Hinterendes auf. *H. steinheimensis*-Exemplare der tieferen *Gyraulus*-Schichten weisen zudem eine geringere Breite als die o. g. Arten auf.

### *Heterocypris* sp. 1

Taf. 9, Fig. 5, 6

Von *Heterocypris* sp. 1 wurden insgesamt nur die beiden abgebildeten Klappen gefunden.

#### Meßwerte:

Untere steinheimensis-Schichten (B29.2), R: l = 1095 µm, h = 623 µm, h/l = 0,57.

Untere *sulcatus*-Schichten (SF17), L: l = 1065 µm, h = 615 µm, h/l = 0,58.

R weist sehr kräftig ausgeprägte Höckerreihen am Vorderrand und unteren Hinterrand auf. Hinsichtlich Größe und Form besteht eine gute Übereinstimmung mit der von STRAUB (1952: 493) aufgeführten *Cyprinotus* sp. inc. b aus den Sylvana-Schichten der OSM. Da die STRAUBSchen Belege ausschließlich mäßig erhaltene

Gehäuse sind und auch die hier gefundenen Klappen aufgrund ihrer Erhaltung keine weiteren Strukturdetails erkennen lassen, wird von einer Neubeschreibung abgesehen.

*Heterocypris* (?) sp. 2

Taf. 9, Fig. 7

In den oberen *oxystoma*-Schichten (K6, K7) wurden zwei L gefunden, die aufgrund ihrer Ähnlichkeit mit der von STRAUB (1952: 492) aufgeführten *Cyprinotus* sp. inc. a aus den Kirchberger und Sylvana-Schichten der Gattung *Heterocypris* zugeordnet werden. *Heterocypris* (?) sp. 2 hat einen etwas steiler nach hinten abfallenden Dorsalrand und deutlicher ausgeprägte flächenständige Porenkanäle. In der Größe besteht Übereinstimmung.

Meßwerte:

Obere *oxystoma*-Schichten (K6), L: l = 726 µm, h = 402 µm, h/l = 0,55.

Unterfamilie Eucypridinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Moenocypris* TRIEBEL 1959

Typus-Art: *Moenocypris francofurtana* TRIEBEL 1959.

*Moenocypris* (?) sp.

Abb. 14

In Probe SF7 (untere *sulcatus*-Schichten) wurde ein Bruchstück einer linken Klappe gefunden, das die zentralen Schließmuskelnarben und einen Teil des Ventralrandes umfaßt (Abb. 14a). Aufgrund der Größe des Bruchstücks und insbesondere

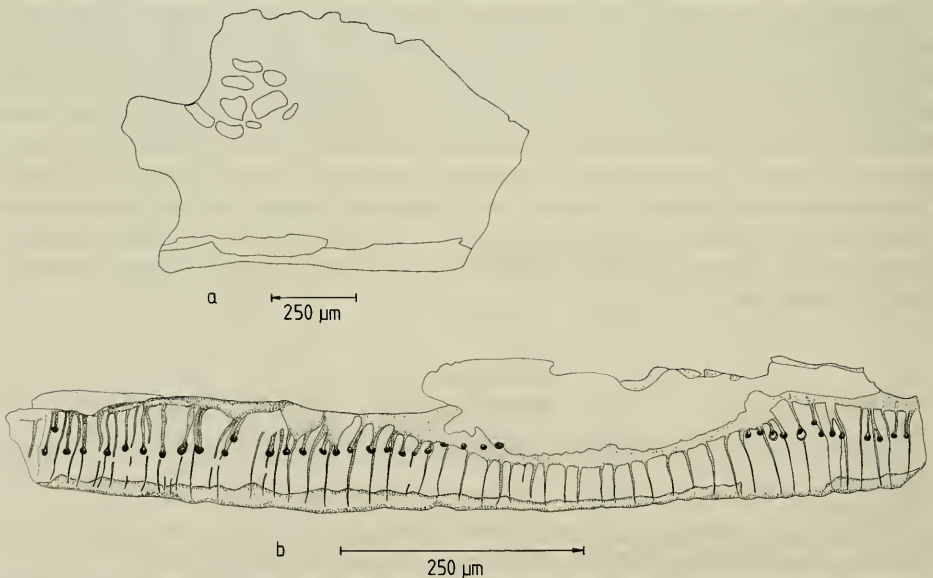


Abb. 14. *Moenocypris* (?) sp.; a: Skizze des bislang einzigen Bruchstücks einer linken Klappe (Außenansicht) der Probe SF7 (*sulcatus*-Schichten), b: Ventralrand des Bruchstücks (Innenansicht, im Durchlicht) mit marginalen und submarginalen Porenkanälen.

der randständigen Porenkanäle des Ventralrandes könnte es sich um einen Teil einer Klappe der Gattung *Moenocypris* handeln.

Der für die Gattung charakteristische, inselartig isolierte, rundliche Fleck zwischen Verwachsungslinie und Innenrand des Ventralrandes der linken Klappe ist nicht erkennbar, was aber mit der schlechten Erhaltung dieses Ventralrandbereiches zusammenhängen kann. Dagegen sind sehr deutlich marginale und submarginale Porenkanäle zu erkennen (Abb. 14b).

Familie Cypridopsidae KAUFMANN 1900  
Unterfamilie Cypridopsinae BRONSTEIN 1947

Gattung *Potamocypris* BRADY 1870

Typus-Art: *Bairdia fulva* BRADY 1868.

*Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905)

Taf. 10, Fig. 1–6, Tab. 14

\*1905 *Cypridopsis gracilis* n. sp. – SIEBER: 339, Textfig. 10, Taf. 9, Fig. 5–11.

1963 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). – VAN MORKHOVEN: Vol. 2, p. 51.

1964 *Cypridopsis gracilis* SIEBER 1905. – KHEIL: 37, Taf. 3, Abb. 1, 2, Taf. 4, Abb. 3.

1965 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). – LUTZ: 304, Abb. 22.

1969 *Potamocypris gracilis* (SIEBER 1905). – CARBONNEL: Vol. 1, p. 59, pl. 2, fig. 10, 11.

v ?1977 *Potamocypris* sp. – DEHM et al.: 99, Tab. 1.

Neotypus: 1 L, *steinheimensis*-Schichten (B29, 2), Taf. 10, Fig. 1; SMNS 25440/1.

Meßwerte: l = 527 µm, h = 293 µm, h/l = 0,56.

Schalen von *P. gracilis* wurden mit Ausnahme der *revertens*-Schichten durchgehend in allen anderen *Gyraulus*-Schichten gefunden. Hinsichtlich ihrer Häufigkeit

Tab. 14. Meßwerte von *Potamocypris gracilis*.

|   | n | l (µm) | $\bar{x}$ | h (µm) | $\bar{x}$ | h/l   | $\bar{x}$   |         |
|---|---|--------|-----------|--------|-----------|-------|-------------|---------|
| <i>steinheimensis</i> -Schichten (B31, 8, B29, 2) |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:  | L | (11)   | 476–534   | (505)  | 250–293   | (271) | 0,524–0,556 | (0,537) |
|   | R | (11)   | 439–488   | (470)  | 250–274   | (264) | 0,543–0,573 | (0,561) |
| untere <i>sulcatus</i> -Schichten (SF7)           |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:  | L | (5)    | 488–549   | (512)  | 268–293   | (282) | 0,517–0,567 | (0,552) |
|   | R | (5)    | 494–530   | (513)  | 293–305   | (303) | 0,575–0,596 | (0,590) |
| untere <i>trochiformis</i> -Schichten (S19)       |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:  | L | (5)    | 500–549   | (527)  | 268–293   | (282) | 0,528–0,547 | (0,536) |
|   | R | (5)    | 488–546   | (516)  | 274–305   | (295) | 0,559–0,590 | (0,571) |
| mittlere <i>oxystoma</i> -Schichten (Ph11)        |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:  | L | (5)    | 494–561   | (526)  | 293–305   | (307) | 0,566–0,593 | (0,583) |
|   | R | (5)    | 512–555   | (530)  | 311–338   | (320) | 0,593–0,616 | (0,604) |
| obere <i>oxystoma</i> -Schichten (K6)             |   |        |           |        |           |       |             |         |
| A:  | L | (5)    | 537–579   | (569)  | 293–335   | (315) | 0,543–0,582 | (0,554) |
|   | R | (5)    | 543–552   | (547)  | 317–326   | (322) | 0,585–0,594 | (0,589) |

ist die Art in den Proben der *kleini*- und *steinheimensis*-Schichten als „vereinzelt“ und „zahlreich“ einzustufen. In den *tenuis*-, *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten kommt sie zwar auch in nahezu jeder Probe vor, ist hier aber nur als „selten“ bis „vereinzelt“ zu klassifizieren. Am zahlreichsten ist sie in den *oxystoma*-Schichten vorhanden, wo sie meist die Kategorien „zahlreich“ und „häufig“ einnimmt. Schließlich wurden einige ihrer Klappen in der obersten Probe der *supremus*-Schichten (K24) gefunden.

Auch *P. gracilis* weist im Profilverlauf eine Veränderung in Größe und Form auf. Vergleicht man Klappen der *steinheimensis*-Schichten mit denen der oberen *oxystoma*-Schichten, zeigt sich einerseits eine Größenzunahme, andererseits aber auch eine Zunahme des h/l-Wertes (Tab. 14). Die Klappen aus den *oxystoma*-Schichten sind hochrückiger. In der Schalenform kommt dies bei L durch einen stärker gekrümmten Dorsalrand zum Ausdruck, dessen nach hinten abfallender Teil ohne Winkel in den Hinterrand übergeht, während bei L aus den *steinheimensis*-Schichten ein stumpfer Winkel diesen Übergang markiert (vgl. Taf. 10, Fig. 1, 2 und Fig. 4, 5). Die in Tab. 14 aufgelisteten Meßwerte aus Proben verschiedener *Gyraulus*-Schichten deuten den Veränderungstrend an. Sie reichen aber für eine weitergehende Beurteilung der Veränderung im Profilverlauf nicht aus. Hierzu müßten weitere Meßwerte erhoben werden.

#### Bemerkungen zur Systematik

Die Zugehörigkeit der Art zur Gattung *Potamocypris* ist aufgrund charakteristischer Schalenmerkmale, die MEISCH (1984: 7) anführt und die mir Herr Dr. Meisch freundlicherweise auch im speziellen begutachtete, zweifelsfrei. Diese Merkmale sind im einzelnen:

- R umgreift L ventral,
- L weist vorn und hinten eine deutliche Außenleiste („flange“) auf, d. h. der Außenrand ist über den Saum hinaus verlängert,
- bei R steht der Saum peripher.

*P. gracilis* gilt bislang als die älteste bekannte Art dieser Gattung (VAN MORKHOVEN 1963: 51). Außer im Steinheimer Becken wurde sie noch in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (KHEIL 1964) und im Obermiozän des Bassin Sud du Lubéron: Cucuron-Gabaru (CARBONNEL 1969) nachgewiesen. CARBONNEL weist dabei auf Unterschiede gegenüber den Steinheimer Exemplaren hin, die in einer stärkeren konkaven Einbuchtung des Ventralrandes von L und einer stärkeren Biegung des Dorsalrandes von R bestehen.

Auch bei der im Nördlinger Ries gefundenen *Potamocypris* sp. (DEHM et al. 1977: 99) handelt es sich möglicherweise um *Potamocypris gracilis*. Leider umfaßt das Belegmaterial hauptsächlich Gehäuse, und die einzige vorhandene L erlaubte aufgrund der weitgehend weggebrochenen vorderen und hinteren Innenlamelle keine eindeutige Zuordnung.



Überfamilie Cytheracea BAIRD 1850  
 Familie Limnocytheridae KLIE 1938  
 Unterfamilie Limnocytherinae KLIE 1938  
 Gattung *Leucocythere* KAUFMANN 1892

Typus-Art: *Leucocythere mirabilis* KAUFMANN 1892.

*Leucocythere immigrata* n. sp.

Taf. 11, Fig. 1–7, Taf. 12, Fig. 1–5, Taf. 13, Fig. 1, 2, Abb. 15, 18, 19, Tab. 15, 18

Derivatio nominis: vom lat. immigrare = einwandern; die in den Steinheimer See eingewanderte *Leucocythere*-Art.

Holotypus: 1 L♀, Taf. 11, Fig. 3; SMNS 25441/1.

Locus typicus: Steinheimer Becken.

Stratum typicum: Mittelmiozän; *steinheimensis*-Schichten (B28, 75).

Meßwerte: l = 630 µm, h = 360 µm, h/l = 0,57.

### Diagnose

Eine schwach retikulierte *Leucocythere*-Art mit deutlich ausgeprägtem Geschlechtsdimorphismus, wobei die ♂♂ deutlich länger sind als die ♀♀, aber eine vergleichbare maximale Höhe aufweisen, so daß das h/l-Verhältnis bei den ♂♂ ca. 0,5 und bei den ♀♀ deutlich > 0,5 ist.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ; L besitzt zwei terminale Zahngruben und eine dazwischen verlaufende Schloßleiste, die deutlich gezähnt ist; R weist zwei terminale Schloßzähne und eine dazwischen verlaufende Schloßrinne auf. Der hintere Schloßzahn ist stärker ausgebildet als der vordere.

Der Ventralrand ist deutlich eingebuchtet, so daß sein am weitesten nach innen eingebogener Bereich in lateraler Außenaufsicht nicht sichtbar ist.

### Beschreibung

L♀. – 1. Der Vorderrand ist breiter gerundet als der Hinterrand, und der Dorsalrand fällt in bezug zum Ventralrand nach hinten ab („pädomorphe Gestalt“).

2. Der Ventralrand ist deutlich eingebuchtet. In lateraler Außenaufsicht überdeckt die laterale Klappenwölbung den am weitesten nach innen eingebogenen Bereich des Ventralrandes.

3. Die maximale Breite befindet sich unmittelbar im Bereich vor, unter und hinter der 4er-Reihe der Muskelnarben des zentralen Schließmuskels, die das untere Ende des hintersten Sulcus markiert. Bei Durchlicht betrachtet, zeichnet sich bei Einstellung der Schärfenebene auf den Bereich der maximalen Breite in Außenansicht eine U-förmige Fläche um das Ende des Sulcus ab.

4. Die maximale Höhe liegt im Bereich der vorderen Schloßzahngrube.

5. Die randständigen Porenkanäle sind gerade und unverzweigt. Sowohl im Bereich Vorderrand bis zur Einbuchtung des Ventralrandes als auch im Bereich Hinterrand bis zur Einbuchtung des Ventralrandes sind jeweils ca. 15 Porenkanäle vorhanden. Sie stehen an den Übergängen zum Ventralrand am dichtesten.

6. Das Schloß besteht aus zwei terminalen Zahngruben und einer dazwischen verlaufenden Schloßleiste, die deutlich gezähnt ist. Die Schloßleiste weist ca. 30 Zähnen auf, wobei die im hinteren Teil der Leiste am deutlichsten und die auf der Höhe

des sich in die Schließmuskelnarben fortsetzenden Sulcus am schwächsten ausgeprägt sind.

7. Die Schloßleiste ist, betrachtet man den lateralen Klappenriß, gegenüber den terminalen Zahngruben eingesenkt, d. h. die terminalen Zahngruben heben sich als „Öhrchen“ ab.

R♀. — Die bei L♀ unter den Punkten 1–3 und 5 angeführten Merkmale gelten auch für R♀. Die Unterschiede gegenüber L♀ hängen mit den zu L komplementären Schloßstrukturen zusammen. R♀ ist gedrungener als L♀, was auch in einem

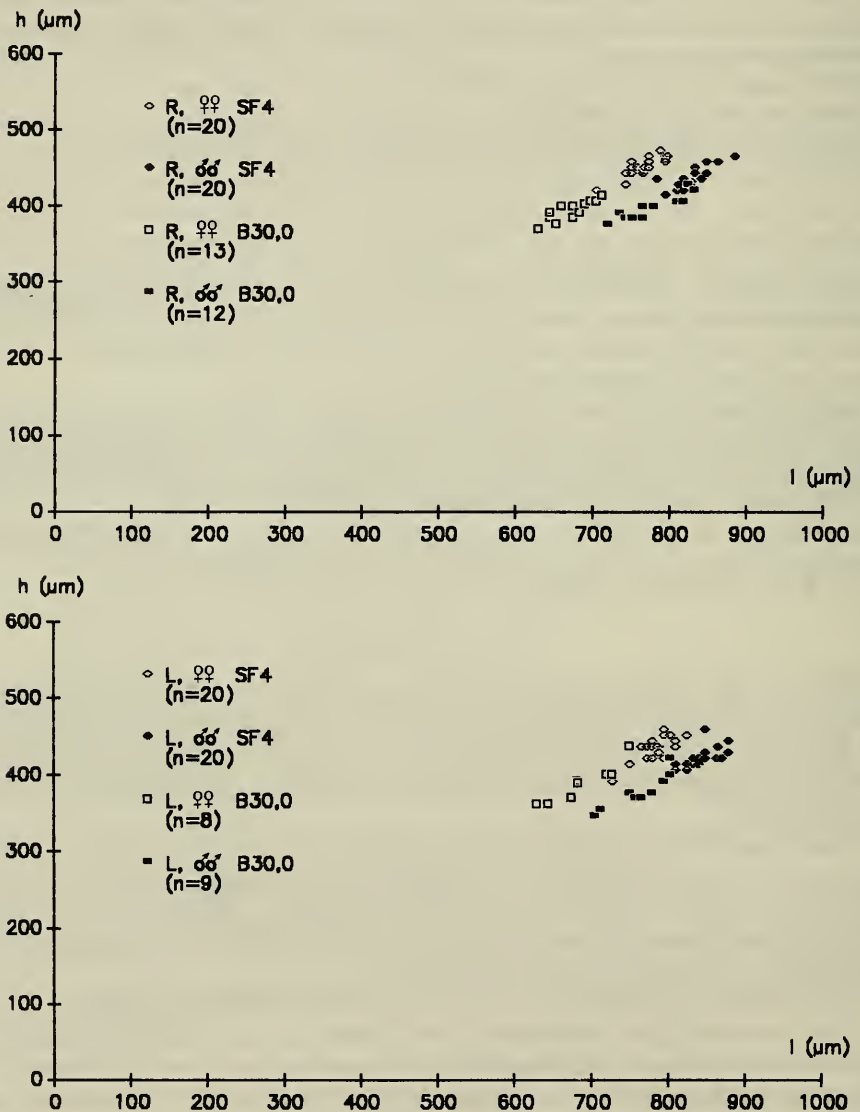


Abb. 15. *Leucocythere immigrata* n. sp.; h/l-Diagramm weiblicher und männlicher Klappen der Proben B30,0 (*steinheimensis*-Schichten) und SF4 (*sulcatus*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenlänge aus.

Tab. 15. Meßwerte von *Leucocythere immigrata* n. sp.

|  | n    | l (µm)  | $\bar{x}$ | h (µm)  | $\bar{x}$ | h/l         | $\bar{x}$ |
|--|------|---------|-----------|---------|-----------|-------------|-----------|
| <i>steinheimensis</i> -Schichten (B30, 0 bis B25, 1) |      |         |           |         |           |             |           |
| A♂♂: L   | (9)  | 705–803 | (764)     | 345–420 | (377)     | 0,481–0,523 | (0,493)   |
| R  | (12) | 720–833 | (775)     | 375–428 | (396)     | 0,495–0,531 | (0,512)   |
| A♀♀: L   | (8)  | 630–750 | (689)     | 360–435 | (387)     | 0,545–0,580 | (0,562)   |
| R  | (13) | 630–713 | (675)     | 368–413 | (393)     | 0,567–0,605 | (0,583)   |
| <i>sulcatus</i> -Schichten (SF4)                     |      |         |           |         |           |             |           |
| A♂♂: L   | (20) | 795–878 | (842)     | 390–458 | (420)     | 0,483–0,540 | (0,499)   |
| R  | (20) | 773–885 | (826)     | 398–465 | (435)     | 0,513–0,556 | (0,526)   |
| A♀♀: L   | (20) | 728–825 | (784)     | 390–458 | (433)     | 0,528–0,576 | (0,552)   |
| R  | (20) | 705–795 | (766)     | 420–473 | (451)     | 0,576–0,611 | (0,589)   |

höheren h/l-Wert zum Ausdruck kommt. Das Schloß besteht aus zwei terminalen Schloßzähnen und einer dazwischen verlaufenden Schloßrinne, die von einer vom Dorsalrand ausgehenden, nach innen gerichteten Blende lateral überdacht wird. Diese Blende ist am Hinterende der Schloßrinne breiter ausgebildet als an deren Vorderende. Im Durchlicht zeichnen sich, von außen betrachtet, im vorderen Schloßrinneanteil als Gegenstück zu den Zähnchen der Schloßleiste von L♀♀ Grübchen ab. Der vordere Schloßzahn ist schwächer ausgebildet als der hintere und weist eine schwach ausgeprägte Unterteilung auf. Der hintere Schloßzahn ist deutlich ausgebildet und 3-lappig. Die maximale Höhe liegt am Vorderende der Schloßrinne, also unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn.

♂♂. – Die männlichen Klappen sind insgesamt deutlich länger als die weiblichen, und ihr hinter der Einbuchtung des Ventralrandes befindlicher Teil ist relativ länger als bei den♀♀. Die maximale Höhe liegt bei L ebenfalls im Bereich der vorderen Schloßzahngrube und bei R unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn. Das durchschnittliche h/l-Verhältnis beträgt 0,5 und ist wie bei den♀♀ bei R höher als bei L. Der Dorsalrand verläuft im Unterschied zu den weiblichen Klappen horizontal oder nur sehr leicht nach hinten abfallend. Hinsichtlich der Einbuchtung des Ventralrandes, der maximalen Breite und den randständigen Porenkanälen gilt das für die♀♀ Gesagte. Die Schloßstrukturen sind prinzipiell ähnlich wie bei den Weibchen ausgebildet. Die Zähnchen der Schloßleiste von L sind jedoch meist wesentlich schwächer ausgeprägt und nur im hinteren Schloßleistenteil deutlich.

### Gattungszugehörigkeit

Die Gattungszugehörigkeit dieser Art ist wegen der derzeit hinsichtlich schalenmorphologischer Merkmale noch unzureichend charakterisierten Gattungen der Unterfamilie Limnocytherinae recht problematisch. Da die beste Übereinstimmung mit der Gattung *Leucocythere*, wie sie kürzlich von DANIELOPOL et al. (1989) charakterisiert wurde, besteht, wurde die Art in diese Gattung gestellt. Die wesentlichen Kriterien dafür sind die „pädomorpe“ Gestalt der Weibchen, der nicht oder nur wenig konvexe ventrocaudale Rand der männlichen Klappen und die Schloßstrukturen mit einem deutlich ausgeprägten, 3-lappigen hinteren Schloßzahn und einem weniger ausgeprägten vorderen Schloßzahn bei R sowie einer deutlich krenulierten Schloßleiste bei L. In diesen Punkten entspricht die Art jeweils eher *Leucocythere* als *Limnocythere*.

## Beziehungen

Gegenüber der Typus-Art der Gattung *Leucocythere*, *Leucocythere mirabilis* KAUFMANN 1892, ist *L. immigrata* in Größe und Form unterschieden. *L. immigrata* ist etwas kleiner als *L. mirabilis*, insbesondere ist aber die Längendifferenz zwischen ♂♂ und ♀♀ bei *L. immigrata* geringer als bei *L. mirabilis* (♂♂:  $l = 0,83-0,93$  mm; ♀♀:  $l = 0,68-0,76$  mm) (vgl. Tab. 15). Hinsichtlich der Form der L♀ weist *L. immigrata* vor allem einen deutlich tiefer eingebuchteten Ventralrand und einen weniger stark gekrümmten Hinterrand auf. Der Dorsalrand im Bereich der Schloßleiste ist bei *L. immigrata* im Gegensatz zu *L. mirabilis* im lateralen Umriss betrachtet gegenüber den terminalen Schloßzahngruben, die „Öhrchen“ bilden, eingesenkt. Die Schloßstrukturen sind bei *L. immigrata* insgesamt kräftiger ausgebildet.

Die gleichen Unterschiede gelten auch im Vergleich mit der *L. mirabilis* sehr nahe stehenden fossilen Art *Leucocythere baltica* (DIEBEL 1965).

Ein Vergleich mit *Leucocythere algeriensis* MARTENS 1990, die nach DANIELOPOL et al. (1989) eine ursprünglichere *Leucocythere*-Art darstellt, ist aufgrund fehlender Angaben zur Schalenmorphologie (Martens standen bei der Neubeschreibung nur entkalkte Schalen zur Verfügung) leider nicht möglich.

Zur näheren Verwandtschaft der genannten Arten, und damit ebenfalls in die Gattung *Leucocythere* zu stellen, gehört auch *L. acquensis* (CARBONNEL 1969). Mir freundlicherweise von Herrn Dr. G. Carbonnel zur Untersuchung überlassene Topotypen dieser Art (1 R♀, 1 L♀, 1 R♂) ließen trotz insgesamt schlechter Erhaltung Schloßstrukturen erkennen, die prinzipiell mit denen von *L. immigrata* übereinstimmen, allerdings schwächer ausgeprägt sind. L♀ von *L. acquensis* weist wie *L. immigrata* „Öhrchen“ der Schloßzahngruben auf, und auch im Verlauf des Hinterrandes und in den Größenverhältnissen gleichen die beiden Arten einander. Neben dem schwächer ausgebildeten Schloß fällt der bei *L. acquensis* weniger stark eingebogene Ventralrand als Unterschied zu *L. immigrata* auf. Obwohl der schlechte Erhaltungszustand der untersuchten *L. acquensis*-Exemplare einen weitergehenden Vergleich nicht ermöglichte, kann festgestellt werden, daß diese Art *L. immigrata* ähnlich ist.

## Reichweite und Veränderung im Profil

*L. immigrata* ist von den *kleini*- bis in die unteren *sulcatus*-Schichten hinein vorhanden. Die ersten ganzen Schalen wurden in den unteren *steinheimensis*-Schichten gefunden, wo die Art als „vereinzelt“ bis „zahlreich“ klassifiziert werden kann. In den Proben der mittleren bis oberen *steinheimensis*-Schichten sowie der *tenuis*-Schichten ist sie „selten“ bis „vereinzelt“ und in den unteren *sulcatus*-Schichten wieder meist „vereinzelt“ bis „zahlreich“ vorkommend. In Probe SF4 ist sie sogar in die Kategorie „häufig“ zu stellen.

Mit Beginn der *sulcatus*-Schichten ist eine Veränderung der Gehäuse feststellbar, die beim Vergleich von Klappen aus den *steinheimensis*-Schichten mit Klappen aus Probe SF4 deutlich zum Ausdruck kommt (vgl. Taf. 11, Fig. 1–7, Taf. 12, Fig. 1 mit Taf. 12, Fig. 2–5, Taf. 13, Fig. 1, 2). Es zeichnet sich eine stärkere Ausgestaltung des Schloßbereiches und der lateralen Ausbuchtung unterhalb der 4er-Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes ab. Insgesamt sind die Klappen dieser Probe sehr vielgestaltig, manche kaum retikuliert, manche mit stark verändertem Umriss, die männlichen Klappen in der hinteren Klappenhälfte oft stark erhöht.

Der Vergleich der Meßwerte zeigt eine beachtliche Größenzunahme der Klappen aus den unteren *sulcatus*-Schichten gegenüber den Exemplaren der *steinheimensis*-Schichten (Tab. 15 und Abb. 15). Bei beiden drückt sich der Geschlechtsdimorphismus bei den Meßwerten in einer deutlichen Längendifferenz aus, während die Höhendifferenz unwesentlich ist. Die h/l-Werte der Exemplare aus SF4 weichen nur wenig von denen aus den *steinheimensis*-Schichten ab (Tab. 15).

*Leucocythere esphigmena* (SIEBER 1905)

Taf. 13, Fig. 3–6, Taf. 14, Fig. 1–8, Taf. 15, Fig. 1–4, Abb. 16, 18, 19, Tab. 16, 18

\* 1905 *Limnocythere esphigmena* n. sp. – SIEBER: 343, Textfig. 13, Taf. 9, Fig. 12–17.

1965 *Limnocythere esphigmena* SIEBER 1905. – LUTZ: 307, Abb. 24.

partim 1990 *Cladarocythere esphigmena*. – DANIELOPOL et al.: 27–53, Fig. 3A–D, H–P, non Fig. 3E–G, R, S.

Neotypus: 1 L♀, *trochiformis*-Schichten (S35), Taf. 13, Fig. 5; SMNS 25442/1.

Meßwerte: l = 790 µm, h = 450 µm, h/l = 0,57.

*L. esphigmena* gehört zu den häufigen Arten des Steinheimer Beckens. Sie ist von den oberen *sulcatus*- bis in die *supremus*-Schichten vorhanden. Während sie in den *sulcatus*-Schichten meist den Häufigkeitskategorien „vereinzelt“ und „zahlreich“ angehört, ist sie mit Beginn der *trochiformis*-Schichten bis in die mittleren *oxystoma*-Schichten „häufig“ vorhanden. In der obersten Probe der *trochiformis*-Schichten (S35) ist *L. esphigmena* sogar die dominante Art. Von den mittleren *oxystoma*- bis in die *supremus*-Schichten nimmt sie vorwiegend die Kategorie „zahlreich“ ein.

Im Profilverlauf weist *L. esphigmena* deutliche Veränderungen hinsichtlich der Größe und Form der Schalen auf (s. u.). Ihre der SIEBERSCHEN Beschreibung am besten entsprechende Ausprägung weist die Art in den *trochiformis*- und unteren *oxystoma*-Schichten auf, also im Bereich ihres zahlreichsten Auftretens. Eine nähere Charakterisierung der Art wird anhand von Klappen dieses Bereichs (S26) vorgenommen.

Es ist ein Geschlechtsdimorphismus ausgeprägt, und es sind jeweils L und R sehr verschieden. In den beiden h/l-Diagrammen können die Stadien A-6 bis A mehr oder weniger zuverlässig abgegrenzt werden (Abb. 16). Während bei den in Tab. 16 zusammengefaßten Meßwerten bei den Larvenstadien A-6 bis A-1 keine markanten Längenunterschiede zwischen L und R zu erkennen sind, sind bei A jeweils die L deutlich länger als die R. Bei der Höhe gilt für alle Stadien R>L. Im h/l-Wert kommt die gedrungene Form von R durch einen gegenüber L jeweils höheren Wert deutlich zum Ausdruck. Im unterschiedlichen h/l-Wert, der bei den männlichen Klappen jeweils niedriger ist als bei den weiblichen, und vor allem im Höhenunterschied zeigt sich bei den Meßwerten und den h/l-Diagrammen auch der Geschlechtsdimorphismus.

Anmerkungen und Ergänzungen zur SIEBERSCHEN Beschreibung

Die Schalen sind kräftig retikuliert. Auch der Bereich der Verwachsungszone ist retikuliert, läßt aber bei Durchlichtbetrachtung unverzweigte randständige Porenkanäle erkennen.

Der Dorsalrand ist kurz hinter der Einsenkung des tiefen Sulcus, der in der 4er-Reihe des zentralen Schließmuskelfeldes endet, eingebuchtet.

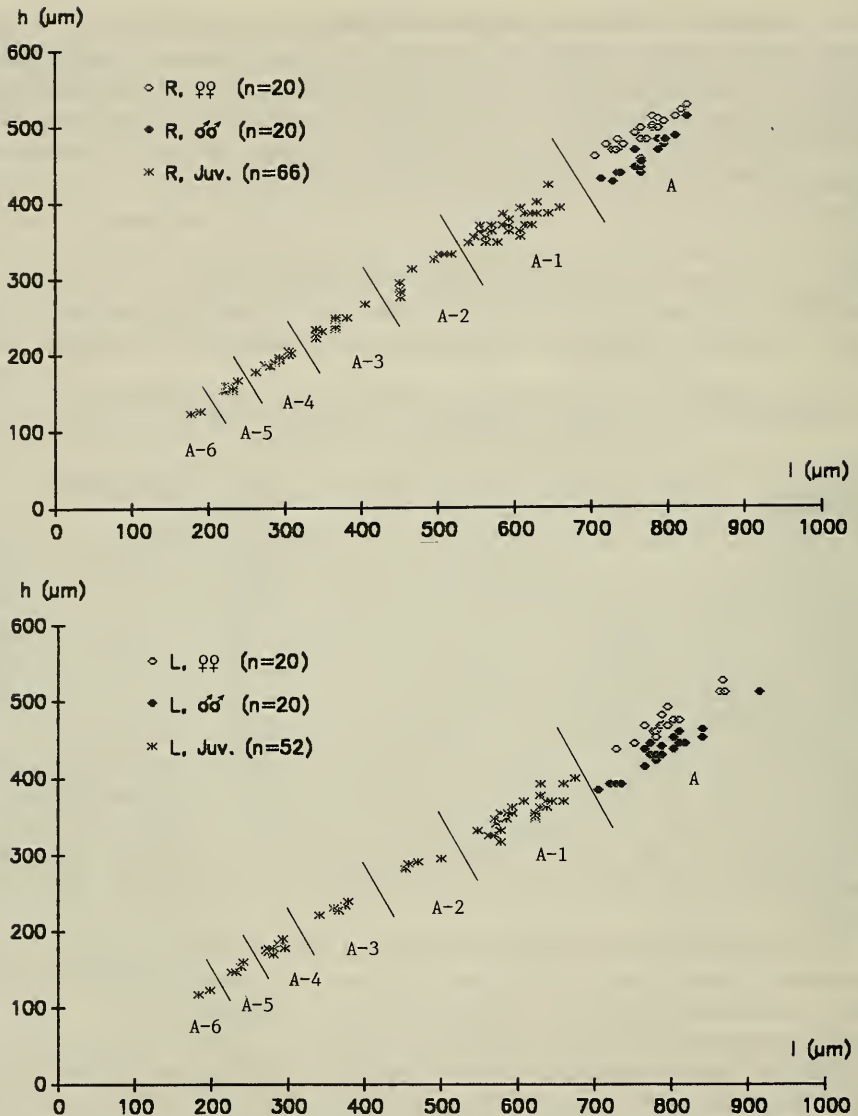


Abb. 16. *Leucocythere esphigmene*; h/l-Diagramm weiblicher, männlicher und juveniler Klappen der Probe S26 (*trochiformis*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenhöhe aus; die Abgrenzung der Ontogeniestadien A-6 bis A ist nicht zweifelsfrei.

Bei den männlichen Klappen ist der hinter der Dorsaleinbuchtung gelegene Klappenteil länger ausgezogen als bei den weiblichen, die Dorsaleinbuchtung liegt also vor der halben Länge. Ein sehr gutes Unterscheidungsmerkmal stellt die bei männlichen Klappen im hinteren Teil vorhandene laterale Ausbuchtung dar, die auf einen großen Kopulationsapparat zurückzuführen sein dürfte.

Zwischen dem unteren Ende des tiefen Sulcus und der Einbuchtung des Ventralrandes verläuft eine gekielte Lateralausbuchtung, die sich nach hinten bis in den

Tab. 16. Meßwerte von *Leucocythere esphigmena*; *trochiformis*-Schichten (S26).

|      |   | n    | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|---|------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-6: | L | (2)  | 183 / 198 | (191)     | 116 / 122 | (119)     | 0,616 / 0,634 | (0,625)   |
|      | R | (2)  | 177 / 189 | (183)     | 122 / 125 | (124)     | 0,689 / 0,661 | (0,675)   |
| A-5: | L | (4)  | 226–241   | (234)     | 146–159   | (151)     | 0,629–0,660   | (0,644)   |
|      | R | (7)  | 220–238   | (228)     | 152–165   | (156)     | 0,655–0,713   | (0,687)   |
| A-4: | L | (9)  | 271–296   | (283)     | 168–189   | (178)     | 0,598–0,646   | (0,628)   |
|      | R | (10) | 262–308   | (289)     | 177–204   | (191)     | 0,649–0,679   | (0,662)   |
| A-3: | L | (5)  | 341–378   | (364)     | 220–238   | (229)     | 0,619–0,645   | (0,629)   |
|      | R | (10) | 341–405   | (362)     | 220–265   | (238)     | 0,634–0,680   | (0,657)   |
| A-2: | L | (5)  | 451–500   | (466)     | 280–293   | (286)     | 0,586–0,628   | (0,614)   |
|      | R | (9)  | 450–518   | (477)     | 274–330   | (306)     | 0,608–0,667   | (0,641)   |
| A-1: | L | (27) | 548–675   | (606)     | 315–398   | (354)     | 0,545–0,619   | (0,584)   |
|      | R | (28) | 540–660   | (594)     | 345–420   | (370)     | 0,581–0,663   | (0,623)   |
| A♂♂: | L | (20) | 705–915   | (787)     | 383–510   | (432)     | 0,531–0,573   | (0,549)   |
|      | R | (20) | 713–825   | (768)     | 424–510   | (456)     | 0,569–0,613   | (0,594)   |
| A♀♀: | L | (20) | 728–870   | (792)     | 435–525   | (470)     | 0,570–0,613   | (0,593)   |
|      | R | (20) | 705–825   | (766)     | 458–525   | (489)     | 0,621–0,657   | (0,639)   |

Bereich der maximalen hinteren Klappenhöhe erstreckt und leicht postero-dorsad gebogen ist. Sie stellt den Bereich der größten Klappenbreite dar.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ. Bei L besteht es aus zwei terminalen Zahngruben und einer dazwischen verlaufenden, von den Gruben durch kleine Einkerbungen abgehobenen Zähnchenreihe. Im Bereich der konvex verlaufenden Dorsalrandabschnitte sind die Zähnchen kräftiger ausgebildet als im Bereich der Einbuchtung. Bei L♂ liegen 19 Zähnchen von insgesamt 43 im vorderen Klappenbereich (vor der tiefsten Stelle der Einbuchtung), bei L♀ 25 von insgesamt 48.

In der Außenansicht ist der Schloßbereich von L weniger deutlich abgehoben als bei R. Gut erkennbar sind aber die Einkerbungen zwischen der Zähnchenreihe und den beiden Zahngruben, welche von außen betrachtet schwach blasenartige Auftreibungen („Öhrchen“) darstellen.

Der zu L komplementäre Schloßteil bei R ist so kräftig ausgebildet, daß er sich auch in der Außenansicht deutlich abhebt. Er ist nach außen leicht gewölbt, so daß die Grenze zwischen Schloß und übriger Klappe in einer rinnenartigen Vertiefung verläuft. Zudem fehlt im Schloßbereich die Retikulation.

Die Innenansicht zeigt, daß im Schloßbereich eine kräftig ausgebildete, vom Dorsalrand ausgehende und nach innen umgeschlagene Blende vorhanden ist, die mehr oder weniger nahtlos in die beiden terminalen Schloßzähne übergeht, wobei nur der vordere Schloßzahn noch als eigenständige Einheit erkennbar bleibt. Die Schloßrinne wird von dieser Blende besonders im Bereich der beiden konvex verlaufenden Dorsalrandabschnitte seitlich weitgehend überdacht.

### Veränderung im Profil

Da insgesamt reichlicher weibliche Klappen vorhanden waren als männliche, wurden die Veränderungen im Profilverlauf anhand dieser verfolgt (vgl. Abb. 19).

Von den *sulcatus*- bis in die *trochiformis*-Schichten findet eine allmähliche Längenzunahme statt (Abb. 19a). Dort, wo die Art ihre höchste Dichte erreicht, sind auch die längsten Klappen vorhanden. In den darauf folgenden *oxystoma*-Schichten sind sie wieder wesentlich kürzer. Eine weitere Längenreduktion findet von den oberen *oxystoma*- bis in die *revertens*-Schichten statt, wo die Klappen von *L. esphigmena* ihre geringsten Längen aufweisen. Klappen aus den unteren *supremus*-Schichten sind schließlich wieder etwas größer.

Der  $h/l$ -Wert (Abb. 19b) ist in den *trochiformis*-Schichten am höchsten, wodurch zum Ausdruck kommt, daß hier mit der Längenzunahme eine überproportionale Höhenzunahme einhergeht. In den *oxystoma*-Schichten nehmen die Werte dann kontinuierlich bis in die *revertens*-Schichten hinein ab. Zu den *supremus*-Schichten hin zeigt sich keine Änderung im  $h/l$ -Wert, so daß hier eine proportionale Größenzunahme stattfand.

Schließlich sei noch die Veränderung der  $h_h/h_v$ -Werte (Abb. 19c) angeführt, die in den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten am höchsten sind, d. h. die Unterschiede zwischen der Höhe der vorderen und hinteren Klappenhälfte sind hier am geringsten. In den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten sind die  $h_h/h_v$ -Werte wesentlich niedriger und in den *supremus*-Schichten wieder höher.

Mit der Größen- und Formveränderung der Klappen von *L. esphigmena* gehen auch Strukturveränderungen einher. Die für die Art als charakteristisches Merkmal angeführte gekielte Lateralausbuchtung ist bei den Klappen aus den *sulcatus*-Schichten nur als gerundete Ausbuchtung vorhanden. Der Kiel prägt sich erst in den *trochiformis*-Schichten aus. Von den unteren *oxystoma*-Schichten bis in die *revertens*-Schichten findet wieder eine zunehmende Abrundung der Lateralausbuchtung statt. Erst in den *supremus*-Schichten ist erneut ein deutlicher Kiel vorhanden.

Der gleiche Veränderungsablauf zeigt sich auch hinsichtlich der Ausprägungsstärke des Schloßrandes und der Dorsaleinbuchtung, so daß allgemein die extreme Merkmalsausprägung jeweils in den *trochiformis*-Schichten gegeben ist.

### Überlegungen zur Phylogenie von *L. esphigmena*

Die Beschreibungen und Abbildungen von *L. esphigmena* von SIEBER (1905) und LUTZ (1965) weisen deutliche Diskrepanzen auf. Vor allem fehlt den von LUTZ beschriebenen und in Umrisskizzen dargestellten weiblichen Klappen die Dorsaleinbuchtung. Diese Diskrepanz wird leicht verständlich, wenn man die oben angeführten Veränderungen der Art im Profil heranzieht und davon ausgeht, daß SIEBER Material aus dem Bereich der *trochiformis*- bis *oxystoma*-Schichten, LUTZ aber Material aus den *sulcatus*-Schichten bearbeitet hat. Beide Autoren machen keine näheren Angaben über die Probenentnahmeschichten. Es läßt sich aber aufgrund des von beiden Autoren jeweils angeführten Arteninventars und den aus der vorliegenden Untersuchung hervorgehenden Reichweiten der Arten die o. g. Annahme sehr gut absichern (siehe Kap. 9.3.).

LUTZ (1965) beschrieb eine weitere Limnocytheride, *Limnocythere sieberi*, deren weibliche Klappen sie von denen von *L. esphigmena* nicht eindeutig unterschied. Während in den Schichten oberhalb der mittleren *sulcatus*-Schichten die beiden beschriebenen Limnocytheriden trotz ihrer Veränderung im Profil gut unterschieden werden konnten, stieß ich bei der Bearbeitung der Proben der unteren und mittleren *sulcatus*-Schichten auf das Problem, daß die dort gefundenen Exemplare weder der



einen noch der anderen Art eindeutig zugeordnet werden konnten. In ihrer Merkmalsausprägung stellen diese eher „Zwischenformen“ der beiden Arten dar. Bezüglich der  $h/l$ -Werte der weiblichen R zeigt sich dies in den Abbildungen 18 und 19b.

Dieser Befund legt nahe, daß hier die oben beschriebene Art *L. immigrata*, die ja in den unteren *sulcatus*-Schichten merkliche Veränderungen gegenüber den tieferen Schichten erfuhr, sich schließlich in die beiden Arten *L. esphigmena* und *L. sieberi* aufspaltete. *L. esphigmena* wie auch *L. sieberi* entstanden danach intralakustrisch im Steinheimer See. Diese Hypothese ist in den Tafeln 17 und 18 dargestellt.

### Gattungszugehörigkeit

Vergleicht man typisch ausgeprägte *L. esphigmena*-Klappen der *trochiformis*-Schichten mit anderen Limnocytheriden, erscheinen vor allem die Gattungen *Dinarocythere* und *Cladarocythere* habituell sehr ähnlich. Hinsichtlich der Schloßstrukturen stimmt aber *L. esphigmena* mit keiner der beiden Gattungen überein. Während *Dinarocythere*-Arten ein amphidontes Schloß besitzen, sind bei *Cladarocythere*-Arten insbesondere die terminalen Schloßzähne von R anders gestaltet.

Aufgrund der dargelegten phylogenetischen Interpretation habe ich die Art in die Gattung *Leucocythere* gestellt, wenn sie auch aufgrund der starken morphologischen Veränderung im Profil gerade in ihrer typischen Ausprägung in den *trochiformis*-Schichten die Gattungsmerkmale im oben angeführten Sinne am wenigsten erfüllt.

### *Leucocythere sieberi* (LUTZ 1965)

Taf. 15, Fig. 5, 6, Taf. 16, Fig. 1–6, Abb. 17–19, Tab. 17, 18

\* 1965 *Limnocythere sieberi* n. sp. – LUTZ: 308, Abb. 25, Taf. 13, Fig. 9, 10.  
partim 1990 *Cladarocythere esphigmena*. – DANIELOPOL et al.: 27–53, Fig. 3E–G, R, S, non Fig. 3A–D, H, P.

*L. sieberi* ist weniger häufig vorhanden als *L. esphigmena*. Ihr erstes Auftreten im Profil entspricht dem von *L. esphigmena*, nämlich den mittleren bis oberen *sulcatus*-Schichten. In den oberen *sulcatus*-Schichten und die *trochiformis*-Schichten hindurch ist sie meist „vereinzelt“ bis „zahlreich“, in den unteren und mittleren *oxystoma*-Schichten „selten“ bis „vereinzelt“ und in den oberen *oxystoma*-Schichten nur noch „selten“ vorhanden. Schließlich enthielt eine Probe der *supremus*-Schichten (K20) einige schlecht erhaltene Klappen.

Eine nähere Charakterisierung der Art erfolgt anhand der Klappen aus Probe S26, aus der auch das zur Charakterisierung von *L. esphigmena* herangezogene Material stammt. Obwohl *L. sieberi* in dieser Probe „zahlreich“ vorhanden ist, ermöglicht das Material lediglich eine Abgrenzung der Stadien A-2 bis A (Abb. 17).

Auch bei *L. sieberi* sind L und R deutlich verschieden sowie ♀♀ und ♂♂ aufgrund eines Geschlechtsdimorphismus gut zu unterscheiden. Die Unterschiede zwischen L und R zeigen sich deutlich beim Vergleich der  $h/l$ -Werte (Tab. 17). Diese sind für R jeweils höher. Verglichen mit *L. esphigmena* sind die Unterschiede aber geringer. Der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der Höhe und im  $h/l$ -Verhältnis deutlich aus.

### Anmerkungen und Ergänzungen zur LUTZschen Beschreibung

Für die männliche L, die als Holotypus der LUTZschen Beschreibung zugrunde liegt, gilt die aufgebogene Ecke am Übergang vom Dorsalrand in den Vorderrand als

charakteristisch. Es ist der Bereich der vorderen Schloßzahngrube. Hier befindet sich auch die maximale Klappenhöhe. Dies gilt auch für  $L\text{♀}$ .

Bei  $R$  ( $\text{♀}$  und  $\text{♂}$ ) befindet sich die maximale Höhe unmittelbar hinter dem vorderen Schloßzahn, also am Vorderende der Schloßrinne. Bei  $R\text{♂}$  kann die maximale Höhe auch im Bereich der hinteren Klappenhälfte liegen.

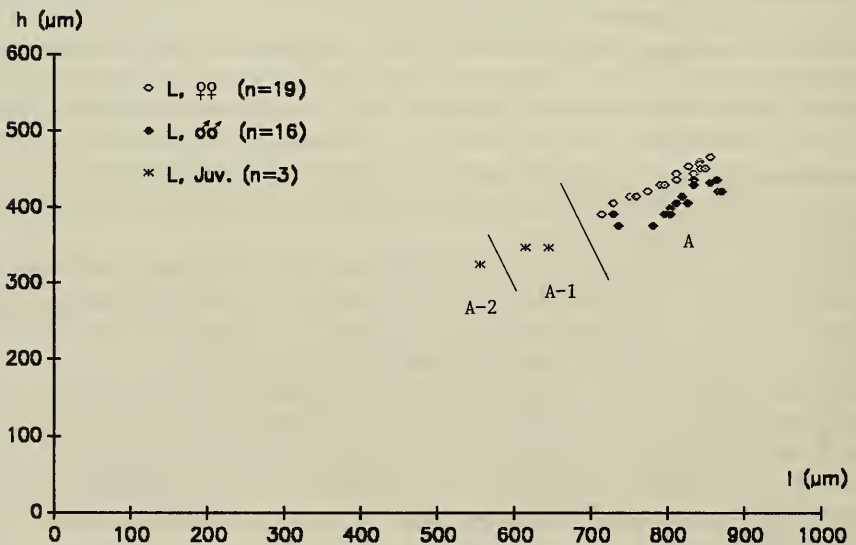
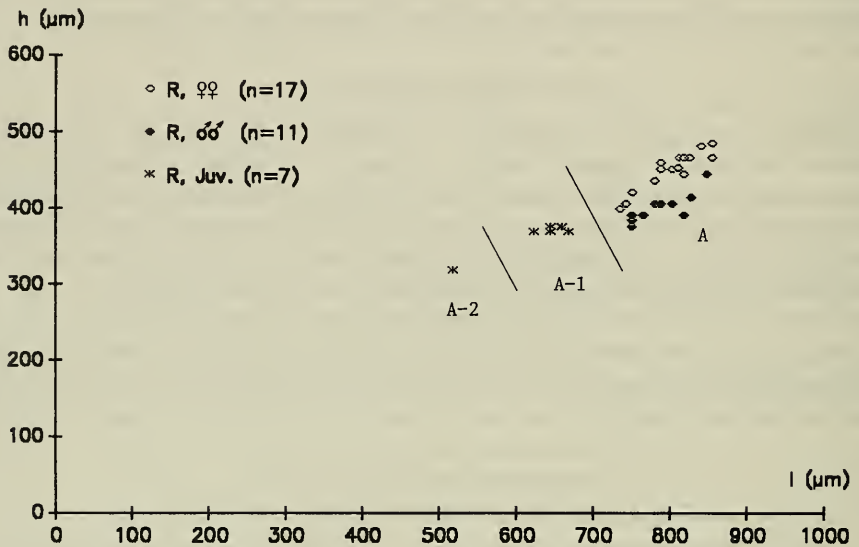


Abb. 17. *Leucocythere sieberi*; h/l-Diagramm weiblicher, männlicher und juveniler Klappen der Probe S26 (*trochiformis*-Schichten); oben: rechte, unten: linke Klappen; der Geschlechtsdimorphismus drückt sich in der unterschiedlichen Klappenhöhe aus; es wurden nur sehr wenige juvenile Klappen gefunden, die *L. sieberi* zugeordnet werden konnten.

Tab. 17. Meßwerte von *Leucocythere sieberi*; *trochiformis*-Schichten (S26).

|      |   | n    | l (µm)    | $\bar{x}$ | h (µm)    | $\bar{x}$ | h/l           | $\bar{x}$ |
|------|---|------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------|-----------|
| A-2: | L | (1)  | 555       | —         | 323       | —         | 0,582         | —         |
|      | R | (2)  | 518 / 518 | (518)     | 315 / 317 | (316)     | 0,608 / 0,612 | (0,610)   |
| A-1: | L | (2)  | 615 / 645 | (630)     | 345 / 345 | (345)     | 0,561 / 0,535 | (0,548)   |
|      | R | (5)  | 623–668   | (648)     | 368–375   | (371)     | 0,551–0,591   | (0,572)   |
| A♂♂: | L | (16) | 728–870   | (817)     | 375–435   | (408)     | 0,481–0,536   | (0,500)   |
|      | R | (11) | 750–848   | (791)     | 375–443   | (401)     | 0,477–0,520   | (0,507)   |
| A♀♀: | L | (19) | 713–855   | (800)     | 390–465   | (434)     | 0,531–0,556   | (0,543)   |
|      | R | (17) | 735–855   | (802)     | 398–484   | (450)     | 0,541–0,581   | (0,561)   |

Im Gegensatz zu LUTZ' Angabe ist bei den ♀♀ der Vorder- und Hinterteil der Klappe nicht fast gleich hoch, sondern es ist eine deutliche Neigung des Dorsalrandes nach hinten gegeben.

Dagegen ist der hintere Klappenteil bei den männlichen Klappen meist nur geringfügig niedriger als der vordere, bei R, wie bereits erwähnt, manchmal sogar höher.

Das Schloß entspricht dem antimerodonten Typ. L weist zwei terminale Zahngruben und eine dazwischen verlaufende Leiste auf, die schwach krenuliert ist. In der lateralen Umrissansicht ist die Leiste gegenüber den Zahngruben eingesenkt, die Zahngruben bilden „Öhrchen“. Bei L♂ verläuft die Schloßleiste zudem im Bereich der Sulci leicht konkav und im hinteren Teil leicht konvex.

Das Schloß von R besteht aus zwei terminalen Schloßzähnen und einer dazwischen verlaufenden Rinne. Der hintere Schloßzahn ist kräftiger ausgebildet als der vordere und 3-lappig. Die Schloßrinne ist von einer vom Dorsalrand ausgehenden, nach innen gebogenen Blende seitlich überdacht. Die Breite der Blende nimmt von vorn nach hinten zu. Sie ist aber wesentlich schwächer ausgeprägt als bei *L. esphigmena*.

### Veränderung im Profil

Wie bei *L. esphigmena* wurden die weiblichen Klappen im Profilverlauf näher betrachtet (Abb. 19).

Von den oberen *sulcatus*-Schichten in die *trochiformis*-Schichten hinein findet eine Längenzunahme statt. Die längsten Exemplare sind im Grenzbereich *trochiformis-oxystoma*-Schichten vorhanden. In den *oxystoma*-Schichten sind die Klappen wieder kürzer, bleiben jedoch in ihren Werten über denen der oberen *sulcatus*-Schichten. Insgesamt sind die Längenunterschiede nicht so stark ausgeprägt wie bei *L. esphigmena* (Abb. 19a).

Dies gilt auch für das h/l-Verhältnis (Abb. 19b), das lediglich in den *oxystoma*-Schichten eine abnehmende Tendenz aufweist und ansonsten recht konstant bleibt. Die Veränderung der Klappenlänge geht in der Regel mit einer proportionalen Veränderung der Klappenhöhe einher.

Konstantere Verhältnisse als bei *L. esphigmena* zeigen schließlich auch die  $h_h/h_v$ -Werte (Abb. 19c).

Vergleich der besprochenen *Leucocythere*-Arten

Die Abgrenzung der im Steinheimer Becken vorkommenden *Leucocythere*-Arten ist in Tab. 18 dargestellt. *L. sieberi* gleicht eher *L. immigrata* als *L. esphigmene*. Sie ist aber wesentlich größer als *L. immigrata*, und während sich der Geschlechtsdimorphismus bei *L. immigrata* in einem Längenunterschied ausdrückt, ist es bei *L. sieberi* und *L. esphigmene* ein Höhenunterschied. Die ♀♀ von *L. immigrata* sind gedrungener (höherer h/l-Wert) als die von *L. sieberi*.

Vergleicht man die drei Arten hinsichtlich des h/l-Verhältnisses sowie der Ausprägung ihrer Schloßstrukturen, ergibt sich für *L. immigrata* jeweils eine Position zwischen *L. esphigmene* und *L. sieberi*, wobei sich *L. esphigmene* jeweils weiter von *L. immigrata* in die eine Richtung entfernt, als *L. sieberi* in die andere.

Die Interpretation dieses Befundes als intralakustrische Speziation wurde bei der Besprechung von *L. esphigmene* bereits gegeben. *L. immigrata* stellt danach die Stammart dar, aus der sich die beiden Schwesterarten *L. esphigmene* und *L. sieberi* ableiten.

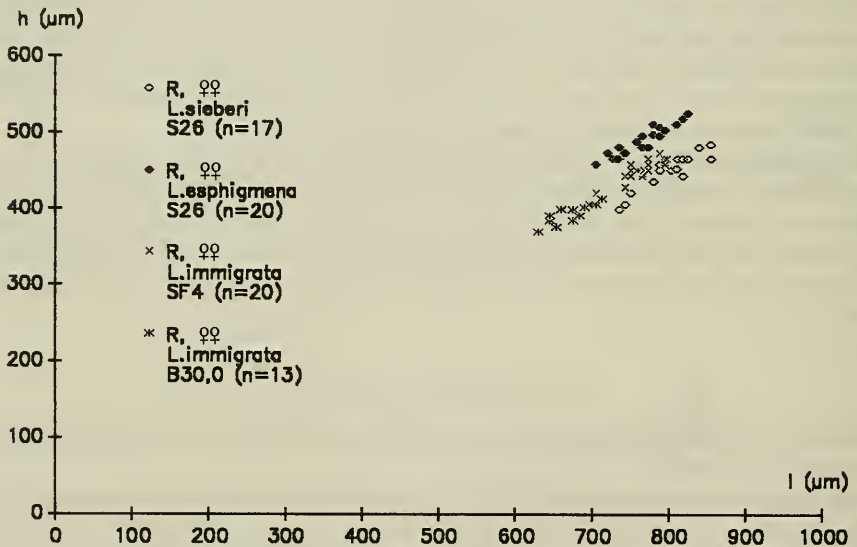


Abb. 18. Vergleich der rechten Klappen der Weibchen der *Leucocythere*-Arten im h/l-Diagramm; die h/l-Werte von *L. immigrata* liegen zwischen denen von *L. esphigmene* und *L. sieberi*.

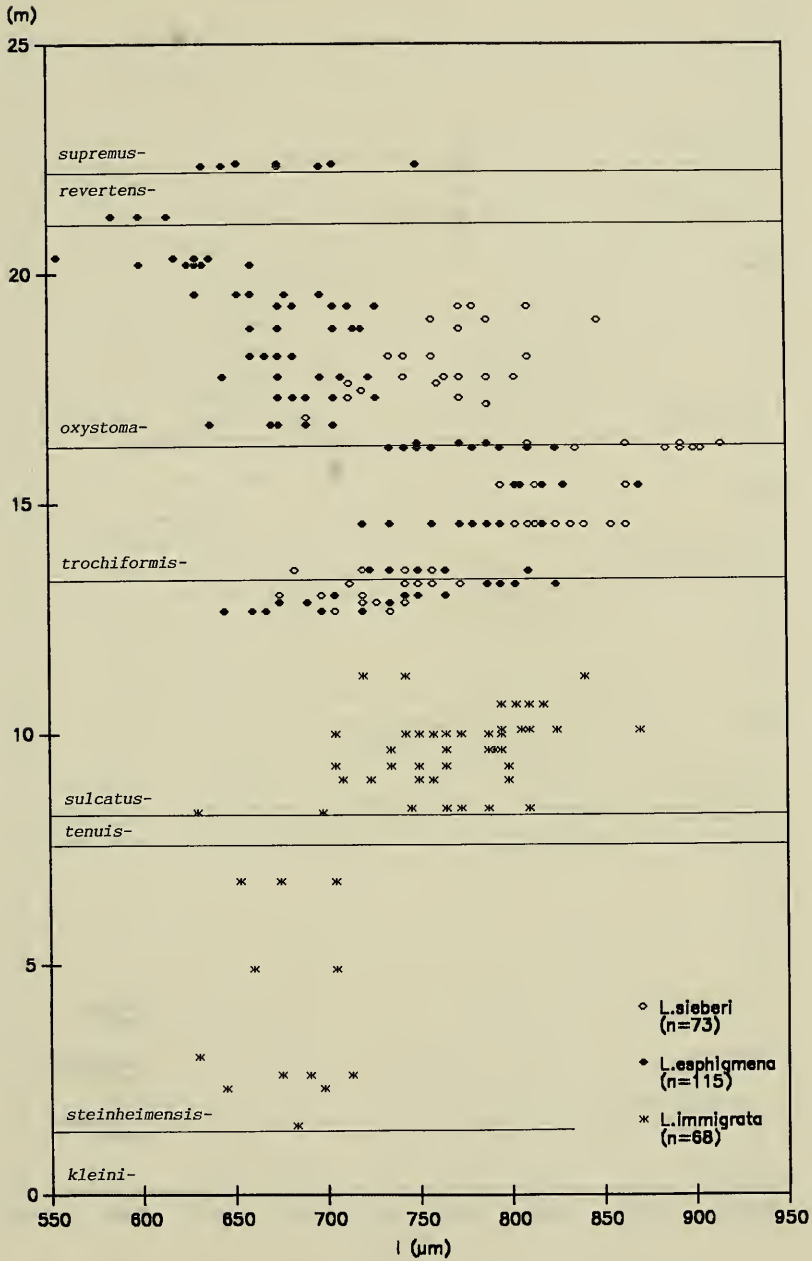


Abb. 19a. Klappenlänge (l) der rechten Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmeßwerte). Die Meterangabe der Ordinate bezieht sich auf das Gesamtprofil (vgl. Abb. 20).

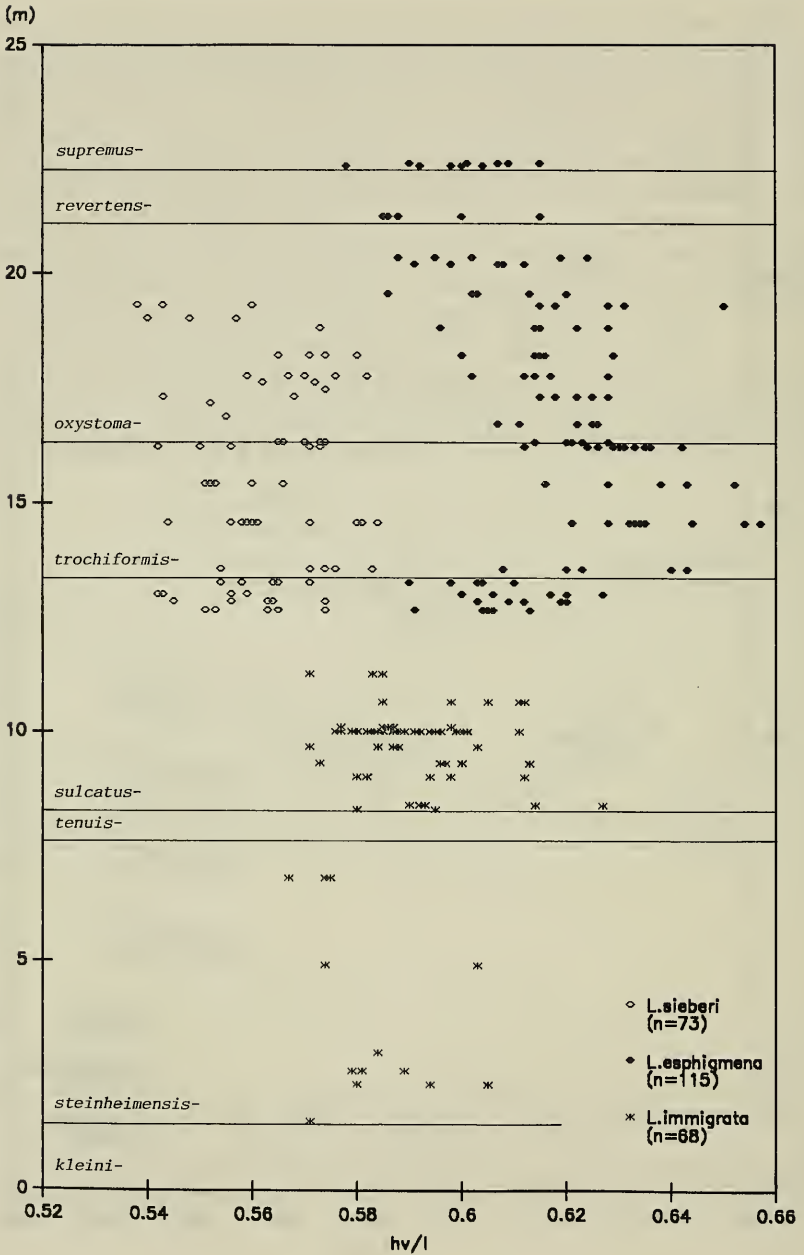


Abb. 19b. Verhältnis der größten Höhe der vorderen Klappenhälfte zur Länge ( $h_v/l$ ) rechter Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmeßwerte). Die Abgrenzung von *L. sieberi* und *L. esphigmene*-Klappen ist besonders in den *trochiformis*-Schichten sehr deutlich; *L. immigrata* nimmt dazu eine mittlere Position ein.

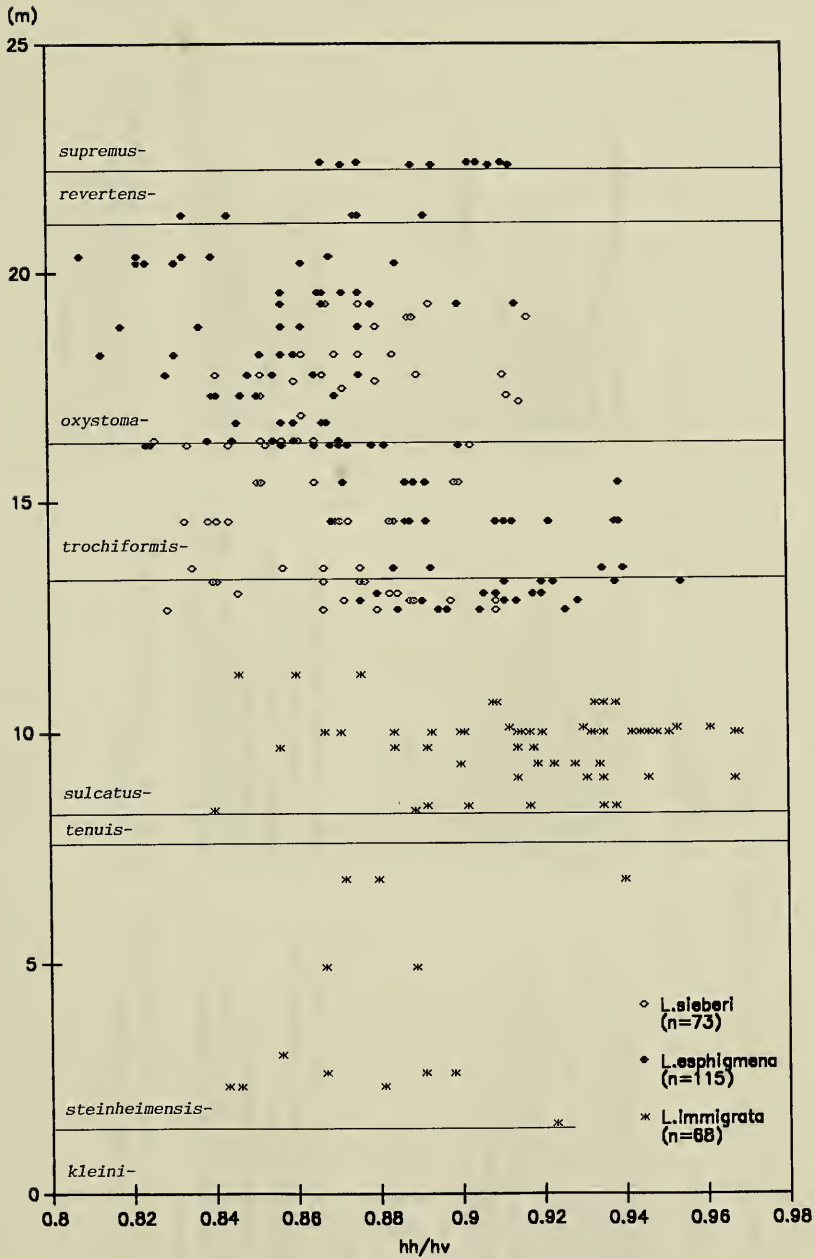


Abb. 19c. Verhältnis der größten Höhe der hinteren zur größten Höhe der vorderen Klappe ( $h_h/h_v$ ) rechter Klappen von Weibchen der *Leucocythere*-Arten im Profilverlauf (Einzelmesswerte).

Tab. 18. Vergleich der *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Beckens.

|                             | <i>L. immigrata</i>   | <i>L. esphigmata</i>  | <i>L. stieberi</i>  |
|-----------------------------|---|---|---|
| 1) Größe                    |   |   |   |
| Länge ( $\mu\text{m}$ )     | deutlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 689, R: 675<br>L: 764, R: 775   | kein wesentlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 792, R: 766<br>L: 787, R: 768  | kein wesentlicher Längenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 800, R: 802<br>L: 817, R: 791  |
| Höhe ( $\mu\text{m}$ )      | kein wesentlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 387, R: 393<br>L: 377, R: 396   | deutlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 470, R: 489<br>L: 432, R: 456  | deutlicher Höhenunterschied zwischen ♀♀ und ♂♂<br>L: 434, R: 450<br>L: 408, R: 401  |
| ♀♀:                         |   |   |   |
| ♂♂:                         |   |   |   |
| h/l-Verhältnis              | L: 0,56, R: 0,58<br>L: 0,49, R: 0,51  | L: 0,59, R: 0,64<br>L: 0,55, R: 0,59  | L: 0,54, R: 0,56<br>L: 0,50, R: 0,51  |
| ♀♀:                         |   |   |   |
| ♂♂:                         |   |   |   |
| 2) Form                     |   |   |   |
| Dorsalrand:                 | ♂♂: sehr schwach gewellt; schwache konkave Einbuchtung im vorderen Teil, dann schwach konvex;<br>± horizontal bis leicht abfallend;<br>♀♀: gerade; nach hinten abfallend;<br>L: gegenüber den Schloßzahngruben eingesenkt | gewellt; Abschnitte von vorn nach hinten: vordere Ausbuchtung – Einbuchtung – hintere Ausbuchtung; nach hinten abfallend;<br>L: zwischen vorderer Schloßzahngrube und vorderer Ausbuchtung mit deutlicher Kerbe | ♂♂: leicht gewellt, konkave Einbuchtung im vorderen Teil, dann leicht konvex;<br>± horizontal verlaufend;<br>♀♀: gerade; nach hinten abfallend;<br>L: gegenüber den Schloßzahngruben eingesenkt |
| Lage von $h_{\text{max}}$ : | L: im Bereich der vorderen Schloßzahngrube<br>R: am Vorderende der Schloßrinne  | im Bereich der vorderen Ausbuchtung des Dorsalrandes  | L: im Bereich der vorderen Schloßzahngrube<br>R: am Vorderende der Schloßrinne;<br>bei R♂ z. T. auch im Bereich der hinteren Klappenhälfte  |



|  |   |  |  |
|--|---|--|--|
| Übergang Dorsalrand<br>– Vorderrand:<br>Q:Q:<br>O:O: | L: ± gerade, R: konkav<br>L: ± gerade, R: konkav  | L: gerade, R: konkav<br>L: konvex, R: ± gerade   | leicht suprakurvat   |
| Hinterrand von R:                                    | leicht suprakurvat  | infrakurvat  | leicht suprakurvat   |
| 3) Skulptur<br>Retikulation:<br>Lateralausbuchung:   | schwach<br>gerundet   | kräftig<br>gekrielt  | schwach<br>gerundet  |
| 4) Schloß<br>Ausprägung:<br>L:<br>R:                 | deutlich<br>Zähnelung der Schloßleiste deutlich,<br>einzelne Zähnnchen aber nicht bis auf<br>die Leistenbasis voneinander getrennt<br>die die Schloßrinne überdachende<br>Blende deutlich ausgebildet, sich von<br>vorn nach hinten nur wenig verbreiternd;<br>hinterer Schloßzahn kräftig ausgebildet<br>und freistehend | sehr kräftig<br>Zähnnchen der Schloßleiste kräftig<br>ausgeprägt und bis auf die Leisten-<br>basis voneinander getrennt<br>die die Schloßrinne überdachende<br>Blende breit ausgebildet, den hinteren<br>Schloßzahn einbeziehend | schwach<br>Schloßleiste nur schwach krenuliert<br>die die Schloßrinne überdachende<br>Blende schmal ausgebildet,<br>von vorn nach hinten etwas breiter<br>werdend; hinterer Schloßzahn freistehend |

## 6. Die Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil

Eine graphische Übersicht über die Ausbeute an Ostrakodenklappen, die Häufigkeit und stratigraphische Reichweite der Arten im Gesamtprofil gibt Abb. 20. Im folgenden wird diese Graphik in der Abfolge der einzelnen *Gyraulus*-Schichten besprochen.

*kleini*-Schichten. – Obwohl die wenigen Proben dieser Schichten nicht als repräsentativ gewertet werden können, zeigt sich, daß die Ostrakodendichte hier gering ist.

In den *kleini*-Schichten, die nur mit ihren obersten Lagen in die Untersuchung einbezogen werden konnten, sind bereits 7 der insgesamt 12 durch mehrere Exemplare belegten Arten vorhanden. Es dominieren die beiden *Ilyocypris*-Arten. *Ilyocypris* sp. kommt etwas zahlreicher als *I. binocularis* vor. In allen drei Proben der *kleini*-Schichten sind zudem Klappen der Arten *H. steinheimensis*, *P. gracilis* und *L. immigrata* vorhanden. *P. steinheimensis* und *C. arida* wurden selten gefunden.

*steinheimensis*-Schichten. – Die Ausbeute an Ostrakodenklappen der Proben aus den *steinheimensis*-Schichten ist allgemein „spärlich“ bis „mäßig“ und nur in einem Fall „reichlich“.

Zu den bereits in den *kleini*-Schichten nachgewiesenen Arten treten mit Beginn der *steinheimensis*-Zeit die Arten *C. nitida* und *P. suborbicularis* hinzu. Mit Ausnahme der stets seltenen Art *P. suborbicularis*, die nur in 7 der insgesamt 14 Teilproben dieser Schichten gefunden wurde, konnten die übrigen 8 Arten in mindestens 11 Teilproben nachgewiesen werden.

Dominant sind auch hier die *Ilyocypris*-Arten, wobei *Ilyocypris* sp. deutlich häufiger als *I. binocularis* vorkommt. Dritthäufigste Art mit oft „zahlreichem“ Vorkommen ist *P. gracilis*. Die restlichen Arten sind meist nur „vereinzelt“ bis „selten“ vorhanden.

*tenuis*-Schichten. – Die *tenuis*-Schichten sind nur anhand weniger Proben untersucht worden, und nur die im Übergangsbereich zu den *steinheimensis*-Schichten befindliche Probe SF18 erbrachte eine gute Ausbeute an Ostrakodenklappen.

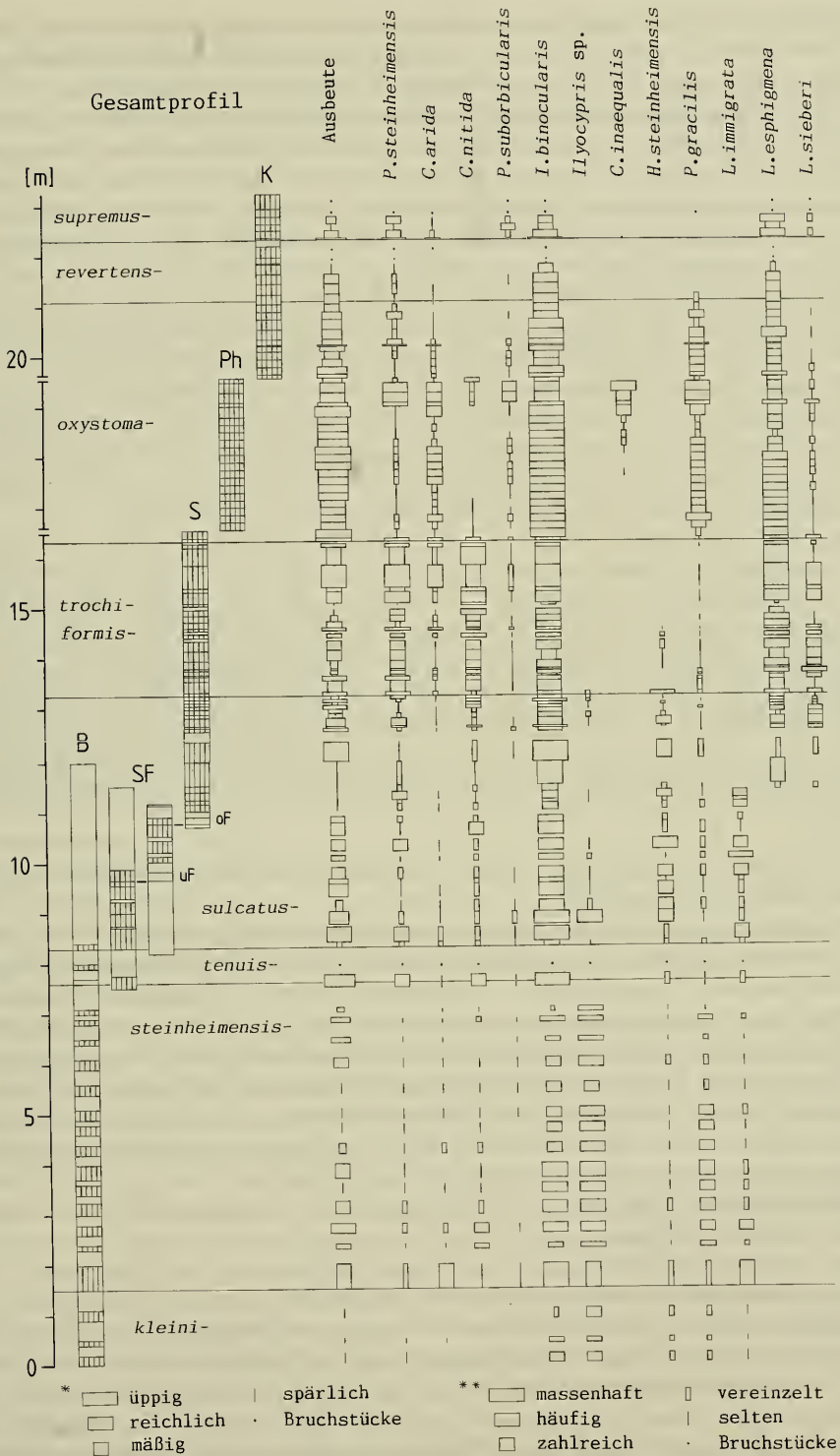
Alle in den *steinheimensis*-Schichten bereits vertretenen Arten wurden auch hier nachgewiesen. Auffallende Veränderungen gegenüber diesen sind das seltene Auftreten von *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis*. „Massenhaft“ sind dagegen Klappen der dominierenden Art *I. binocularis* vorhanden, und auch die Arten *P. steinheimensis* und *C. nitida* sind individuenreicher präsent.

*sulcatus*-Schichten. – Die Ausbeute an Ostrakodenklappen war hier sehr unterschiedlich, allgemein aber besser als in den zuvor besprochenen, älteren Schichten.

---

Abb. 20. Gesamtprofil, Ausbeute an Ostrakodenklappen, stratigraphische Reichweite und Häufigkeit der einzelnen Arten in den *Gyraulus*-Schichten.

Die vertikal schraffierten Profilbereiche markieren diejenigen Proben, die bei der Darstellung der Ausbeute und im Häufigkeitsmuster berücksichtigt wurden. Die Bewertungskategorien für die Ausbeute sind unter \*, die für die Häufigkeit der Arten unter \*\* angegeben. uF = untere Fischlage, oF = obere Fischlage.



Während in den *steinheimensis*-Schichten verhältnismäßig gleichbleibende Dominanzverhältnisse vorhanden sind, verstärken sich in den *sulcatus*-Schichten die bereits in den *tenuis*-Schichten eingeleiteten Veränderungen zunehmend.

*I. binocularis* bleibt durchgehend dominant und tritt in einigen Proben „massenhaft“ auf. Hinsichtlich Form und Skulptur weisen ihre Klappen Veränderungen auf, die in einer Zunahme der relativen Klappenhöhe und Abschwächung der Höcker-skulptur im Bereich untere bis mittlere *sulcatus*-Schichten und einer Abnahme der relativen Klappenhöhe und Verstärkung der Höckerskulptur in den oberen *sulcatus*-Schichten bestehen. *Ilyocypris* sp. ist nur noch in einer Probe (SF16) häufig und tritt nicht mehr in allen Proben auf. Auch bei den Klappen dieser Art sind Formveränderungen gegenüber den Klappen aus den *steinheimensis*-Schichten erkennbar, die in einer deutlicheren Ausprägung der Differenz zwischen  $h_v$  und  $h_h$  bestehen.

Die in den *tenuis*-Schichten gegenüber den *steinheimensis*-Schichten höheren Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* bleiben die *sulcatus*-Schichten hindurch erhalten, und auch *P. gracilis* tritt mit meist „vereinzelt“ Vorkommen in den *sulcatus*-Schichten recht gleichbleibend auf. Weiterhin unverändert, nämlich „selten“ vorkommend, sind die Arten *C. arida* und *P. suborbicularis*.

Sehr markante Veränderungen mit Beginn der *sulcatus*-Zeit stellen die Dichtezunahmen bei *H. steinheimensis* und *L. immigrata* dar. Auch zeigen die Klappen von *H. steinheimensis* morphologische Veränderungen, die in einer stärkeren Ausprägung des Vorder- und Hinterendes bestehen. Sehr starke morphologische Veränderungen der Klappen weist *L. immigrata* auf, die sich schließlich in die Arten *L. esphigmena* und *L. sieberi* aufspaltet. Da der genaue Aufspaltungszeitpunkt, der Zeitpunkt des Beginns der reproduktiven Isolation der Schwesterarten, nicht ermittelt werden kann (vgl. WILLMANN 1985: 152), wurde er in Abb. 19b mit dem Zeitpunkt der deutlichen Unterscheidbarkeit von *L. esphigmena*- und *L. sieberi*-Klappen festgelegt.

*trochiformis*-Schichten. – Die Ausbeute an Ostrakodenklappen war hier meist „mäßig“ bis „reichlich“.

*I. binocularis* ist auch in den *trochiformis*-Schichten häufig vorhanden und dominiert meistens. Zeitweise ist aber auch eine der hier sehr individuenreichen Arten *P. steinheimensis*, *C. nitida* und *L. esphigmena* dominant. Hinsichtlich Form und Skulptur der *I. binocularis*-Klappen zeigen sich bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten ähnliche Verhältnisse wie in den oberen *sulcatus*-Schichten mit niedrigen, z. T. noch weiter abnehmenden  $h/l$ -Werten, während zu den oberen *trochiformis*-Schichten hin eine Zunahmen der  $h/l$ -Werte stattfindet und schließlich die höchsten Werte erreicht werden. Der prozentuale Anteil an Klappen mit kräftig ausgebildeter Höckerskulptur ist sehr hoch.

Klappen der Art *Ilyocypris* sp. wurden nur noch in der untersten Probe der *trochiformis*-Schichten gefunden.

Ihre höchsten Individuendichten mit meist „zahlreichem“ bis „häufigem“ Vorkommen erreichen *P. steinheimensis* und *C. nitida*. Die graphische Darstellung läßt bei beiden Arten sogar eine Tendenz der weiteren Dichtezunahme während der *trochiformis*-Zeit erkennen. Diese Tendenz zeigt sich außerdem auch bei *C. arida* und *L. esphigmena*, bei ersterer im Bereich der Häufigkeitskategorien „selten“ bis „zahlreich“, bei letzterer im Bereich „zahlreich“ bis „häufig“. Die Klappen der genauer betrachteten *L. esphigmena*-Weibchen weisen hier die höchsten Längswerte und  $h/l$ -Werte auf. Die Ausprägung des Schlosses sowie der Schloßrandein-

buchtung sind am kräftigsten, so daß die Klappen aus diesen Schichten der SIEBERschen Beschreibung am besten entsprechen.

Die Arten *P. gracilis* und *L. sieberi* zeigen im Gegensatz dazu während der *trochiformis*-Zeit eine Tendenz zur Dichteabnahme. Die in den *sulcatus*-Schichten bedeutende Art *H. steinheimensis* findet sich nur noch bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten.

Schließlich ist *P. suborbicularis* im Unterschied zu den bisher besprochenen Schichten in fast jeder Teilprobe vorhanden, bleibt aber generell selten.

*oxystoma*-Schichten. – Die Proben der unteren und mittleren *oxystoma*-Schichten erbrachten die höchsten Ausbeuten an Ostrakodenklappen. In diesem Bereich ist *I. binocularis* hyperdominant. Sie bleibt auch in den oberen *oxystoma*-Schichten die dominante Art. Ihre Klappen weisen sehr hohe und relativ konstante  $h/l$ -Werte auf. Die  $h_h/h_v$ -Werte sind die höchsten aller untersuchten Proben. Es findet eine fortlaufende Abnahme der Höckerausprägung statt, so daß an der *trochiformis-revertens*-Grenze ausschließlich höckerlose Formen vorhanden sind. Nur in den untersten Lagen sind noch spitzhöckerige *I. binocularis*-Klappen vorhanden.

Die beiden Arten *P. steinheimensis* und *C. nitida*, die in den *trochiformis*-Schichten sehr individuenreich waren, weisen eine drastische Reduktion ihrer Dichten auf. *P. steinheimensis* ist bis in die mittleren *oxystoma*-Schichten nur „selten“ bis „vereinzelt“ vorhanden, *C. nitida* fehlt sogar meistens oder ist nur „selten“ vorhanden. In einigen Proben der mittleren *oxystoma*-Schichten ist *P. steinheimensis* nochmals „häufig“ und *C. nitida* „vereinzelt“ bis „zahlreich“ vorhanden. Während erstere in den oberen *oxystoma*-Schichten dann wieder weniger häufig auftritt, fehlt letztere schließlich ganz.

Ihre hinsichtlich des gesamten Profils höchsten Dichten mit „vereinzelt“ bis „zahlreichem“ Vorkommen weist *C. arida* in diesem Schichtbereich auf. Auch *P. suborbicularis* ist, verglichen mit den anderen Schichtbereichen, hier häufiger zu finden, und zwar besonders im Bereich der mittleren *oxystoma*-Schichten. In diesem Bereich tritt erstmals die Art *C. inaequalis* auf. Sie erreicht ein „zahlreiches“ bis „häufiges“ Vorkommen, fehlt aber in den oberen *oxystoma*-Schichten wieder.

Auffallend sind auch die hohen *P. gracilis*-Dichten mit „zahlreichem“, z. T. auch „häufigem“ Auftreten.

*L. esphigmena* ist in den unteren bis mittleren *oxystoma*-Schichten meist „häufig“ vorhanden und wird zu den oberen *oxystoma*-Schichten hin seltener. Die Ausprägung des Schlosses der betrachteten weiblichen Klappen, die in den *trochiformis*-Schichten sehr kräftig war, geht schrittweise zurück. Ihr  $h/l$ -Wert wird kleiner, und auch ihre Längenwerte nehmen ab.

Auch die gegenüber den *trochiformis*-Schichten wesentlich seltener vorhandenen *L. sieberi*-Klappen sind hier etwas kleiner und haben geringere  $h/l$ -Werte. Die Veränderung ist aber schwächer ausgeprägt als bei *L. esphigmena*.

*revertens*-Schichten. – Die karge Ausbeute an Ostrakodenklappen aus den Proben der *revertens*-Schichten (z. T. nur Bruchstücke) und die wegen fehlender *Gyraulus*-Gehäusen unsichere Abgrenzung gegenüber den *oxystoma*-Schichten schränken die Aussagemöglichkeiten stark ein. Insgesamt wurden hier nur 6 Arten nachgewiesen.

Die in den oberen *oxystoma*-Schichten einsetzenden Trends setzen sich fort. *I. binocularis* ist weiterhin dominant. Ihre Klappen sind ausschließlich höckerlos.

Auch bei den Klappen der zweithäufigsten Art, *L. esphigmena*, setzt sich der begonnene Trend der Reduktion der Größe und Schloßeinrichtungen fort.

Dritthäufigste Art ist *P. steinheimensis*. Die übrigen Arten, *C. arida*, *P. suborbicularis* und *P. gracilis* wurden nur „selten“ oder „vereinzelt“ gefunden.

*supremus*-Schichten. — Obwohl nur wenige Proben aus den unteren Lagen der *supremus*-Schichten zur Verfügung standen, von denen nur drei eine gute Ausbeute an Ostrakodenklappen lieferten, läßt sich mit Beginn der *supremus*-Zeit ein neuer Trend erkennen.

Vor allem sind die Klappen von *I. binocularis* wieder relativ flacher und weisen wieder zu über 50% deutliche Höcker auf. Die Klappen von *L. esphigmena* besitzen wieder kräftiger ausgeprägte Schlösser und sind größer.

Anhand des Arteninventars und der Dominanzstruktur läßt sich wegen der geringen Anzahl an Proben nur wenig ablesen.

Dominant sind *I. binocularis* und *L. esphigmena*, aber auch *P. steinheimensis*, *C. arida*, *P. suborbicularis* und *L. sieberi* sind präsent.

Schließlich sind noch Bruchstücke von *P. gracilis* und einer gegenüber den *oxystoma*-Schichten veränderten *C. inaequalis* vorhanden.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Veränderung der Ostrakodengemeinschaft im Gesamtprofil zusammen mit der morphologischen Veränderung der Klappen einzelner Arten sich gut in die Gliederung der Steinheimer Sedimente anhand der *Gyraulus*-Arten einfügt.

Die *kleini-steinheimensis*-Grenze ist geprägt vom Auftreten der Arten *C. nitida* und *P. suborbicularis*, von einer deutlichen Dominanz von *Ilyocypris* sp. und dem zahlreichen Auftreten von *P. gracilis*.

An der *steinheimensis-tenuis*-Grenze übernimmt *I. binocularis* die dominante Position.

Wie bei *Gyraulus* ist die *tenuis-sulcatus*-Grenze sehr markant ausgeprägt. Klappen der Arten *H. steinheimensis* und *L. immigrata* treten zahlreicher auf und zeigen starke morphologische Veränderungen. Die unteren *sulcatus*-Schichten sind durch *L. immigrata*, die oberen durch *L. esphigmena* und *L. sieberi* charakterisiert. Unterschiede zwischen diesen beiden Schichtbereichen bestehen außerdem hinsichtlich der Schalenmorphologie von *I. binocularis*.

Ebenfalls sehr deutlich drückt sich der Beginn der *trochiformis*-Zeit bei den Ostrakoden aus. Neben den ausgeprägten morphologischen Veränderungen bei *I. binocularis* und *L. esphigmena* sind dabei die Zunahme der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* kennzeichnend. Auch hier zeichnet sich eine weitere Unterteilungsmöglichkeit anhand der *I. binocularis*-Klappen in einen unteren und einen oberen Schichtbereich ab, deren Grenze mit dem Verschwinden von *H. steinheimensis* zusammenfällt.

Die *trochiformis-oxystoma*-Grenze ist bei den skulpturierten Ostrakodenarten *I. binocularis* und *L. esphigmena* wie bei den *Gyraulus*-Arten durch den Beginn der Reduktion der Skulpturausprägung gekennzeichnet. Darüber hinaus sind die drastischen Dichteabnahmen von *P. steinheimensis* und *C. nitida* sowie die deutlichen Dichtezunahmen von *P. gracilis* markante Veränderungen. Eine Abgrenzung der mittleren *oxystoma*-Schichten als Schichtbereich mit *C. inaequalis*, der sich auch durch die höchste Individuendichte von *P. suborbicularis* auszeichnet, bietet sich an.

Die *oxystoma-revertens*-Grenze ist nicht klar definierbar. Trends aus den *oxystoma*-Schichten setzen sich fort.

Dagegen ist der Beginn der *supremus*-Zeit wieder wie bei *Gyraulus* mit einer Zunahme der Skulpturausprägung der Klappen von *I. binocularis* und *L. esphigmēna* deutlich.

## 7. Ökologische Aspekte

Die vielfältigen Betrachtungsmöglichkeiten, die Ostrakoden hinsichtlich der Interpretation der ökologischen Verhältnisse bieten, müssen hier auf einige Aspekte, die sich aus der Biologie und Autökologie rezenter Vergleichsarten ergeben, beschränkt bleiben.

Anhand der morphometrischen Verhältnisse des Steinheimer Beckens und daraus ableitbarer limnologischer Charakteristika wird außerdem versucht, weitere Hinweise über die möglichen ökologischen Verhältnisse des ehemaligen Sees zu gewinnen.

### 7.1. Biologie und Autökologie der Steinheimer Ostrakodenarten

*P. steinheimensis*. – Das Vorkommen männlicher und weiblicher Klappen zeigt zweigeschlechtliche Fortpflanzung an. *P. steinheimensis* war entsprechend dem allen Candonen gemeinsamen Merkmal eine nicht schwimmfähige Bodenform. Die ihr schalenmorphologisch sehr nahe kommende rezente Art *P. compressa* ist nach HILLER (1971) mesothermophil und mesohalophil. Sie hat im Frühjahr ihr maximales jahreszeitliches Vorkommen und zeichnet sich durch eine langsame Entwicklung aus. Nach LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) ist sie allgemein in stehenden Gewässern und Seen zu finden, wo sie das Litoral und Sublitoral besiedelt (KLIE 1938, ABSOLON 1973, MALLWITZ 1984).

*C. arida*. – Die Funde männlicher und weiblicher Klappen zeigen zweigeschlechtliche Fortpflanzung an. Die Arten der Gattung *Candonopsis* sind wie die Candonen nicht schwimmfähige Bodenformen. *Candonopsis*-Arten sind vor allem in tropischen und subtropischen Regionen artenreich vertreten (DANIELOPOL 1980). Die europäischen Arten, inklusive *C. arida*, faßt DANIELOPOL nach der bekanntesten dieser Arten, *C. kingsleii*, in der *kingsleii*-Gruppe zusammen. *C. kingsleii* ist nach HILLER (1971) eine thermoeuryplastische, mesohalophile Dauerform. Sowohl unter den Arten der tropischen Regionen als auch denen der *kingsleii*-Gruppe befinden sich aber auch hypogäische Formen.

*C. nitida*. – Die Cyclopyridinen pflanzen sich in der Regel zweigeschlechtlich fort und sind gute Schwimmer. Dies dürfte auch für *C. nitida* zutreffen. Als rezente Vergleichsart kann *C. ovum* herangezogen werden. Sie wird von HILLER (1971) als thermoeuryplastisch und mesohalophil klassifiziert. LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) ordnen sie als euryöke Süßwasserform ein. Sie zeigt aber eine Vorliebe für pflanzenreiche Gewässer (ABSOLON 1973, JANZ 1988) und ist in Seen vor allem im Litoral anzutreffen (ALM 1916).

*P. suborbicularis*. – Als Art der Unterfamilie Cyclopyridinae kann auch für *P. suborbicularis* zweigeschlechtliche Fortpflanzung und ein gutes Schwimmvermögen angenommen werden. Eine mit ihr vergleichbare rezente Art ist mir nicht bekannt. Rezente Arten der Gattung *Physocypria* kommen allgemein in stehenden Gewässern, Seen und temporären Kleingewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL

1978). Nach Angaben von KLIE (1938), NÜCHTERLEIN (1969) und HILLER (1971) sind es thermoecyruplastische, auf das Süßwasser beschränkte Arten, die ganzjährig oder nur in den Sommermonaten auftreten.

*I. binocularis*. – Die Gattung *Ilyocypris* umfaßt sowohl sich parthenogenetisch als auch zweigeschlechtlich reproduzierende Arten. Auch hinsichtlich des Schwimmvermögens sind beide Möglichkeiten, schwimmfähig oder nicht schwimmfähig, gegeben. Eine in ihrer Schalenmorphologie und Variabilität ähnliche rezente Art ist *I. monstifica*. Sie kommt in stehenden Gewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978) und ist eine warmstenotherme, schwimmfähige Art, die über Schlammgrund und in Pflanzenbewuchs zu finden ist (NÜCHTERLEIN 1969, MEISCH 1988). Da bei den zahlreichen untersuchten und gut erhaltenen Klappen von *I. binocularis* nie Klappen mit Hodenschlauchabdrücken gefunden wurden, nehme ich hier parthenogenetische Reproduktion an.

*Ilyocypris* sp. – Die beiden rezenten Arten *I. bradyi* und *I. gibba*, in deren Umfeld *Ilyocypris* sp. einzuordnen ist, sind anhand schalenmorphologischer Merkmale nicht zweifelsfrei unterscheidbar. In ihren ökologischen Ansprüchen sind sie dagegen sehr verschieden. Während *I. bradyi* eine nicht schwimmfähige, oligothermophile Dauerform ist (NÜCHTERLEIN 1969), gilt *I. gibba* als meso- bis polythermophil, tritt in den Sommermonaten auf und kann schwimmen (NÜCHTERLEIN 1969, HILLER 1971). Anhand der Länge der Schwimmborsten der zweiten Antenne sind die beiden Arten morphologisch unterscheidbar.

*C. inaequalis*. – Nach MALZ (1976) ist das Vorkommen rezenter *Cyprinotus*-Arten auf Regionen innerhalb der Jahresisothermen von +20°C beschränkt. Sie sind demnach als warmstenotherm zu klassifizieren. Ihre Schwimmfähigkeit wird vermutlich durch den als „Hohlspeicher“ wirkenden Schalenbuckel erhöht. Sowohl Arten mit parthenogenetischer als auch zweigeschlechtlicher Reproduktion sind bekannt.

*H. steinheimensis*. – Die Arten der Gattung *Heterocypris* weisen ein breites ökologisches Spektrum auf. LÖFFLER & DANIELOPOL (1978) geben als Verbreitung Süßwasserbiotope im allgemeinen, Seen bzw. allgemein stehende Gewässer, periodische Kleingewässer, aber auch Brackwasser und Binnensalzseen an. Die Arten sind schwimmfähig. Sowohl zweigeschlechtliche als auch parthenogenetische Reproduktion kommt vor. Für *H. steinheimensis* wird ein Übergang von zunächst zweigeschlechtlicher (*steinheimensis*-Schichten) zu parthenogenetischer Fortpflanzung (*sulcatus*-Schichten) postuliert.

*P. gracilis*. – Auch die Gattung *Potamocypris* umfaßt Arten mit sehr unterschiedlichen ökologischen Ansprüchen. Das Spektrum reicht von nicht schwimmfähigen Bodenformen, die im Grundwasser, in Quellen und dem Rhithral vorkommen, bis zu schwimmfähigen Arten stehender, warmer und pflanzenreicher Gewässer. Es sind auch Arten aus dem Brackwasser und aus Binnensalzseen bekannt (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978). Eine nähere Eingrenzung anhand der Schalenmorphologie ist für *P. gracilis* nicht möglich (persönliche Mitteilung von Herrn Dr. Meisch).

*L. immigrata*, *L. esphigmena*, *L. sieberi*. – Die Limocytherinen sind nicht schwimmfähige Bodenformen. Die Typusart der Gattung *Leucocythere*, *L. mirabilis*, wird von DANIELOPOL et al. (1989) als kaltstenotherm bezeichnet. Sie wurde bislang im Profundal oligotropher Seen gefunden. Die beiden häufigeren rezenten Arten der Gattung *Limnocythere*, *L. inopinata* und *L. sanctipatricii*, kommen im



Grundwasser, im Schlamm von Seen und periodischen Gewässern vor (LÖFFLER & DANIELOPOL 1978). Alle drei Limnocytherinen des Steinheimer Beckens reproduzierten sich zweigeschlechtlich.

## 7.2. Ökologische Interpretation des Ostrakodenbefundes

Bei der Betrachtung der zeitlichen Veränderung der Dominanzstruktur der Ostrakodengemeinschaft, wie sie aus Abb. 20 hervorgeht, fällt die Parallelität der Veränderungen der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida*, insbesondere deren Zunahme in den *trochiformis*-Schichten und starke Reduktion mit Beginn der *oxystoma*-Zeit, auf. Beide Arten sind entsprechend den oben angeführten Daten mit hoher Wahrscheinlichkeit Litoralformen. Da mit dem Rückgang des Pegels sich auch sukzessive die ökologischen Verhältnisse des Litorals ins Beckeninnere hinein verschieben, bis schließlich der See so flach ist, daß auch der zuvor als Profundal ausgewiesene Bereich litorale Verhältnisse aufweist, kann die Zunahme der beiden Arten während der *trochiformis*-Zeit als Nutzung der damit für Litoralbewohner erweiterten Existenzmöglichkeiten gedeutet werden.

Die Annahme einer starken Senkung des Wasserspiegels während der *trochiformis*-Zeit steht in Einklang mit den von MENSINK (1984) anhand der Daten von BAJOR (1965) rekonstruierten Seestadien. Die Regressionsphase begann danach kurz vor Beginn der *trochiformis*-Zeit und setzte sich bis in die frühe *oxystoma*-Zeit hinein fort. Der Beginn der Regression fällt also mit dem Beginn der Zunahme der Individuendichten von *P. steinheimensis* und *C. nitida* zusammen. Die darauf folgende Transgressionsphase hätte aber, nach den beiden Ostrakodenarten beurteilt, bereits unmittelbar mit Beginn der *oxystoma*-Zeit eingesetzt.

In den mittleren *oxystoma*-Schichten ist ein erneuter Dichteanstieg von *P. steinheimensis* und ein nochmaliges Auftreten von *C. nitida* festzustellen. Dieser Zeitabschnitt ist auch durch das Auftreten der vermutlich warmstenothermen Art *C. inaequalis* und das individuenreichste Vorkommen von *P. suborbicularis* gekennzeichnet. Da diese beiden Arten, ebenso wie *C. nitida*, gute Schwimmer sind und vermutlich wie diese pflanzenreiche Habitats bevorzugen, könnte hier erneut eine kürzere Regressionsphase stattgefunden haben.

Ein verglichen mit *P. steinheimensis* und *C. nitida* weitgehend gegenläufiges Häufigkeitsmuster weist *P. gracilis* auf. Obwohl eine Zuordnung einer rezenten Vergleichsart hier nicht möglich war, läßt dieser Umstand vermuten, daß *P. gracilis* den nicht schwimmfähigen Bodenformen mit einer Vorliebe für kühlere Temperaturen zuzuordnen ist. Sie kommt in der *steinheimensis*- und *oxystoma*-Zeit am individuenreichsten vor und tritt in der *trochiformis*-Zeit nur selten auf.

Da der Steinheimer See von der *kleini*- bis in die mittlere *steinheimensis*-Zeit sicherlich oligotrophe Verhältnisse aufwies, kann auch angenommen werden, daß *Ilyocypris* sp., die in der *steinheimensis*-Zeit dominiert, eher mit *I. bradyi* zu vergleichen ist, also eine nicht schwimmfähige, oligothermophile Art war, die sich vermutlich vorwiegend im Bodenschlamm des Profundals aufhielt. Ähnliche ökologische Ansprüche dürfte auch *L. immigrata* gehabt haben.

*I. binocularis*, die möglicherweise schwimmen konnte, könnte dagegen eher eine Vorliebe für Bereiche auf und über dem Bodenschlamm besessen haben und aufgrund ihrer großen Anpassungsfähigkeit sowohl das Litoral als auch das Profundal bewohnt haben. Diese Annahme würde auch ihr stets individuenreiches Auftreten erklären.

Welche ökologischen Veränderungen traten mit Beginn der *sulcatus*-Zeit ein?

Für den Zeitraum *steinheimensis*- bis obere *sulcatus*-Schichten gibt MENSINK (1984) ein kontinuierliches Ansteigen des Pegels an. Nach BAJOR (1965) sprechen „die relativ hohen  $\delta C^{13}$ -Werte in den *steinheimensis-tenuis*-Schichten für eine besonders gute Durchlüftung des Sees zu dieser Zeit. Die Abnahme in den hangenden Schichten weist auf eine beginnende Eutrophierung hin.“

Sauerstoffarme Verhältnisse im Profundal, die aus Eutrophierungsprozessen resultierten oder auch allein aufgrund der bei hohem Wasserstand sehr wahrscheinlich eingetretenen Meromixie des Sees (vgl. Erklärungen in Kap. 7.3.) zustande kamen, würden die festgestellte Dichtereduktion der im Bodenschlamm lebenden Arten *P. gracilis* und *Ilyocypris* sp. am Anfang und während der *sulcatus*-Zeit plausibel machen. Möglicherweise können auch die bei einigen Arten festzustellenden schalenmorphologischen Veränderungen, die hier einsetzen, als Reaktion auf die Änderung des Zirkulationsmodus und Trophiegrades des Sees gedeutet werden. Denkbar ist schließlich, daß die Ausbildung sauerstoffarmer Profundalbereiche auch zu einer Separierung zweier *L. immigrata*-Populationen und damit zur postulierten Aufspaltung dieser Art in die Arten *L. esphigmene* und *L. sieberi* beigetragen haben könnte.

Mit der zu Beginn der *trochiformis*-Zeit einsetzenden Regression wurde die Sauerstoffversorgung des Sees sicherlich kontinuierlich verbessert. Auswirkungen auf die Sauerstoffverhältnisse des Profundals konnten sich erst bei Einsetzen holomiktischer Verhältnisse ergeben. Mit fortschreitendem Pegelrückgang wurden aber schließlich auch die das Profundal kennzeichnenden Bedingungen, wie fehlender Pflanzenbewuchs und konstante, kühle Temperaturverhältnisse, durch litorale Verhältnisse sukzessive ersetzt. Für eng an Profundalverhältnisse angepaßte Arten wie *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis* waren damit auch in dieser Zeit schlechte Existenzbedingungen gegeben.

Für die *oxystoma*-Zeit ist nach Wiederansteigen des Pegels eine erneute Ausbildung eines gut mit Sauerstoff versorgten Profundals wahrscheinlich, was insbesondere aus den hohen Dichten von *P. gracilis* geschlossen werden kann. Gegenüber der *steinheimensis*-Zeit könnte es hier aber generell wärmer gewesen sein. Neben dem darauf hinweisenden Auftreten von *C. inaequalis* und den erhöhten Dichten von *P. suborbicularis* scheint auch das häufigere Auftreten von *C. arida* hierfür zu sprechen. Außerdem kam es, wie bereits oben erwähnt, vermutlich zu kurzzeitigen Regressionen.

Eine Interpretation der möglichen ökologischen Verhältnisse während der *revertens*- und *supremus*-Zeit ist anhand des Ostrakodenbefundes wegen der schlechten Ausbeute an Klappen nicht möglich. Der Rückgang der Häufigkeit von *P. gracilis* sowie die Schalenmorphologie von *I. binocularis* und *L. esphigmene* deuten jedoch darauf hin, daß zu Beginn der *supremus*-Zeit ähnliche Verhältnisse wie zu Beginn der *trochiformis*-Zeit geherrscht haben könnten.

### 7.3. Limnologische Betrachtung

Aus den eingangs aufgelisteten, von REIFF (1976) zusammengestellten Daten zur Morphometrie des Einschlagkraters läßt sich die limnologische Kenngröße der reduzierten Tiefe ( $Z_{red}$ ) als Quadratwurzel des mittleren Seedurchmessers bzw. als vierte Wurzel der Seeoberfläche für den Steinheimer See berechnen.  $Z_{red}$  bezeichnet die Tiefe eines Sees, bis zu der die Windarbeit imstande ist, einen Dichtegradienten zu

beseitigen. Sie beträgt für den Steinheimer See ( $\sqrt{3500}$ ) ca. 60 Meter. Das Verhältnis von maximaler Seetiefe zu reduzierter Seetiefe ( $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$ ) liefert einen Hinweis darauf, ob der Wasserkörper eines Sees eine vollständige (Holomixie) oder nur eine teilweise, die tieferen Bereiche nicht erfassende Durchmischung (Meromixie) erfährt. Je weiter der Quotient  $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$  den Wert 1 übersteigt, desto größer ist die Wahrscheinlichkeit, daß meromiktische Verhältnisse eintreten.

Aus REIFFS Angaben läßt sich für den Steinheimer See eine maximale Seetiefe von 180 Metern errechnen, woraus sich für das Verhältnis  $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$  ein Wert von 3 ergibt. Selbst bei der Annahme von nur 120 Metern Seetiefe, was der Tiefe des heute sichtbaren Kraters entspricht, ergibt sich für  $Z_{\max}/Z_{\text{red}}$  noch ein Wert von 2.

Diese Überlegungen zeigen, daß die im vorherigen Kapitel zur ökologischen Interpretation des Ostrakodenbefundes der *sulcatus*-Zeit getroffene Annahme eines in dieser Zeit sauerstoffarmen Profundals sehr wahrscheinlich ist. Allein die morphometrisch-hydrologischen Verhältnisse des Seebeckens weisen darauf hin.

Stellen sich meromiktische Verhältnisse ein, bildet sich im Profundal eine von der Zirkulation nicht erfaßte Tiefenschicht (Monimolimnion), in der anaerobe Verhältnisse herrschen. Diese bewirken, vermittelt über das  $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -System, eine Freisetzung der im Sediment deponierten Nährstoffe, wodurch der See zusätzlich gedüngt wird (interne Düngung).

Aus den Angaben von BAJOR (1965) läßt sich für das  $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -Verhältnis eine deutliche Erhöhung der Werte am Beginn der *sulcatus*-Zeit ablesen, die auf anaerobe Verhältnisse hinweisen. In den mittleren *sulcatus*-Schichten (= untere *planorbiformis*-Schichten bei BAJOR) zeigt sich ein Rückgang der Werte; in den oberen *sulcatus*-Schichten treten erneut sehr hohe Werte auf. Dieses hohe Niveau bleibt bis in die mittleren *trochiformis*-Schichten hinein erhalten. Erst von da an zeigt sich ein deutlicher Rückgang der Werte des  $\text{Fe}^{2+}/\text{Fe}^{3+}$ -Verhältnisses.

Daß die sauerstoffarmen Verhältnisse im Profundal des Steinheimer Sees in der *sulcatus*- und ersten Hälfte der *trochiformis*-Zeit auch mit eutrophen Verhältnissen in dieser Zeit zusammenhängen, wird auch durch das Phänomen der Bildung von Algenbiohermen im Gebiet des Zentralhügels (MENSINK 1984: 327) sowie der Anreicherung mit biogenem  $\text{CO}_2$  (BAJOR 1965: 378) gestützt.

## 8. Schalenmorphologische Veränderungen

Wie im systematischen Teil im einzelnen beschrieben, weisen die Schalen einiger der gefundenen Ostrakodenarten im Profilverlauf betrachtet morphologische Veränderungen auf. Im Unterschied zu den oft nur bei genauer Betrachtung feststellbaren Größen- und Formveränderungen sind insbesondere die Veränderungen bei *Ilyocypris binocularis* und *Leucocythere esphigmena* sehr auffällig.

Die Veränderung der Skulpturtypen-Anteile bei *I. binocularis* wurde in Abb. 9 dargestellt und in Kap. 5 erläutert. Markant sind hierbei vor allem die kräftige Skulpturausprägung in der *trochiformis*-Zeit und deren Abschwächung in der darauf folgenden *oxystoma*-Zeit.

Die anhand der Biologie und Autökologie der Arten abgeleitete Interpretation der ökologischen Verhältnisse macht eine in dieser Zeit stattfindende Regression und anschließende Transgression auch vom Ostrakodenbefund her verständlich. Mit dem Rückgang des Seevolumens war sicherlich eine Zunahme der Konzentration der im Wasser gelösten Stoffe verbunden. Um nähere Anhaltspunkte über die mit der

Skulpturveränderung möglicherweise zusammenhängenden Faktoren zu gewinnen, bietet sich ein Vergleich mit den von BAJOR (1965) untersuchten chemischen Parametern der Sedimente der einzelnen *Gyraulus*-Schichten an.

Bei der Betrachtung des Verlaufs der verschiedenen Parameter in der Abfolge der *Gyraulus*-Schichten fällt auf, daß bei einigen Meßgrößen in den *sulcatus*- und *trochiformis*-Schichten deutliche Abweichungen gegenüber den übrigen Schichten auftreten.

Das Ca/Mg-Verhältnis zeigt bei genauer Betrachtung ein der Skulpturausprägung nahezu reziprokes Muster, d. h. bei hohen Ca/Mg-Werten ist der Anteil stark skulpturierter Klappen gering und umgekehrt. Tendenziell ähnliche Verlaufsmuster zeigen auch die Parameter Si, K, B und Fe. Das  $Fe^{2+}/Fe^{3+}$ -Verhältnis weist ein zum Ca/Mg-Verhältnis nahezu spiegelbildliches Muster auf.

Dabei können die hohen Anteile der Skulpturtypen 3 und 4 der beiden Proben aus den *steinheimensis*-Schichten nicht als repräsentativ für die gesamte *steinheimensis*-Zeit gelten. Zudem ist die Schwankungsbreite des Ca/Mg-Verhältnisses nach BAJOR in diesen Schichten groß. Für die *sulcatus*-Schichten (= *sulcatus*- und *planorbiformis*-Schichten bei BAJOR) fand BAJOR zunächst ein Minimum, auf das ein kurzfristiger Anstieg und ein erneutes Minimum folgt. Demgemäß zeigt auch der Verlauf der Skulpturausprägung in den Proben der *sulcatus*-Schichten eine zunächst abnehmende und schließlich wieder zunehmende Tendenz.

Eine deutliche Entsprechung ergibt sich für die *trochiformis*-Zeit, in der meist sehr niedrige Ca/Mg-Werte gemessen wurden. Ihnen stehen hohe Anteile an Klappen mit kräftiger Skulptur gegenüber. Der sprunghaften Erhöhung des Ca/Mg-Wertes mit Beginn der *oxystoma*-Zeit und der fortlaufenden Konstanz hoher Werte in der *oxystoma*- und *revertens*-Zeit entspricht eine deutliche Reduktion der Skulpturausprägung und eine sukzessive Abnahme der Skulpturtypen 4, 3 und 2 bis hin zu ausschließlich höckerlosen Formen des Typ 1.

Das erneute Auftreten höckerbildender Formen in den *supremus*-Schichten kann aufgrund der geringen Teilprobenanzahl nicht als repräsentativ für die gesamte *supremus*-Zeit gewertet werden. Das Ca/Mg-Verhältnis weist hier hohe Werte auf, wenn auch in den unteren *supremus*-Schichten eine Probe mit einem geringen Wert auffällt.

Der Vergleich belegt eine gute Übereinstimmung der Ausprägung der Höcker-skulptur bei *I. binocularis* im Profilverlauf mit dem Verlaufsmuster einiger chemischer Meßgrößen und weist damit auf einen Zusammenhang der Skulpturausprägung mit den ökologischen Verhältnissen hin. Da mehrere Meßgrößen vergleichbare Verlaufsmuster aufweisen, läßt sich daraus auf keinen kausalen Zusammenhang zu einem der Faktoren schließen. Dies gilt auch für das hier genauer betrachtete Ca/Mg-Verhältnis.

Schließlich erhärtet auch der Verlauf der beschriebenen Skulpturveränderungen bei *L. esphigmene*, der in seinem zeitlichen Muster dem von *I. binocularis* vergleichbar ist, den festgestellten Zusammenhang.

## 9. Diskussion

### 9.1. Einordnung früherer Untersuchungen

Anhand der Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung lassen sich die Angaben der beiden früheren Untersuchungen der Ostrakoden des Steinheimer Beckens von SIEBER (1905) und LUTZ (1965), denen Fundschichtangaben fehlen, gut einordnen.

SIEBER beschrieb insgesamt 8 Arten und bildete in Fig. 14 eine R einer als *Cypris*? bezeichneten Art ab. Diese stellt zweifellos *H. steinheimensis* in ihrer späten Ausprägung dar. Verbunden mit der Beschreibung einer höheren Form von *C. arida* (vgl. SIEBER 1905: Fig. 4.1.), dem Vorhandensein von *C. inaequalis* und der schalenmorphologischen Beschreibung sowie den Abbildungen von *L. esphigmena*, müssen seine Proben aus dem Bereich *trochiformis-oxystoma*-Schichten stammen. Hingegen weisen bei LUTZ das Fehlen hoher *C. arida*-Formen und der Art *C. inaequalis*, das häufige Auftreten von *H. steinheimensis*, deren Gehäuse in Dorsalansicht ein schnabelartig zulaufendes Vorder- und Hinterende aufweisen, die in ihren Abbildungen 24a–d abgebildeten Umrisskizzen von *L. esphigmena*-Klappen sowie die unklare Unterscheidung der weiblichen Klappen von *L. esphigmena* und *L. sieberi* darauf hin, daß sie Proben aus den mittleren bis oberen *sulcatus*-Schichten untersuchte. Die Unterschiede im Arteninventar sowie in den Beschreibungen von *L. esphigmena*, die zwischen den Untersuchungen von SIEBER und LUTZ bestehen, werden damit verständlich.

## 9.2. Beziehungen zu anderen Fundstellen

Nach SIEBERS Ergebnissen ist die Ostrakodenfauna des Steinheimer Beckens einmalig, denn es wurden keine bereits von anderen Fundstellen bekannten Arten gefunden. Auch LUTZ charakterisierte die Steinheimer Ostrakodenfauna als sehr eigen, die keinen Vergleich mit anderen tertiären Fundstellen ermögliche. Lediglich unter der Annahme, daß *P. steinheimensis* mit *C. compressa* identisch ist, weist ihr Befund eine Art auf, die auch anderenorts gefunden wurde. Hiermit ist aber keine stratigraphische Eingrenzung verbunden, weil *C. compressa* auch rezent vorkommt.

Angesichts der gerade bei den Candonen sehr problematischen Artabgrenzung sind auch die aus der vorliegenden Bearbeitung hervorgehenden Anknüpfungspunkte anhand von *P. steinheimensis* nur als erste Hinweise zu werten. Danach wurde die Art noch in der OSM (STAUB 1952, ZÖBELEIN 1985), in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens (KHEIL 1964) und wahrscheinlich auch im Nördlinger Ries (DEHM et al. 1977) gefunden. Auch anhand der nur mit einer R nachgewiesenen und in ihrer Bestimmung unsicheren *C. cf. ratisbonensis* ergibt sich eine Verbindung zur OSM (vgl. LUTZ 1965). Weitere Übereinstimmungen mit Faunenelementen der OSM sind mit den sowohl von STRAUB (1952) als auch aufgrund des vorliegenden Materials nur ungenau abgrenzbaren *Heterocypris*-Arten *Heterocypris* sp. 1 und *Heterocypris* (?) sp. 2 gegeben. Mit der Ostrakodenfauna des Nördlinger Rieses sind ebenfalls außer der genannten *P. steinheimensis* mit *Ilyocypris* sp. und *P. gracilis* möglicherweise weitere Parallelitäten gegeben, die aber aufgrund der Mangelhaftigkeit des Materials aus dem Nördlinger Ries sowie der noch unzureichend untersuchten schalenmorphologischen Artmerkmale der betreffenden Gattungen nicht stärker gewichtet werden können. *P. gracilis* wurde zudem von KHEIL (1964) in der Mydlovary-Schichtenfolge des südböhmischen Třeboň-Beckens und von CARBONNEL (1969) im Bassin Sud du Lubéron, Cucuron-Gabaru (Obermiozän), nachgewiesen. *C. arida* wurde von MALZ & MOAYEDPOUR (1973) in miozänen Ablagerungen von Theobaldshof/Rhön gefunden. Die dortige Ostrakodengemeinschaft zeigt ansonsten aber keine Übereinstimmungen mit der des Steinheimer Beckens.

Schließlich sei noch auf die Bedeutung des wahrscheinlich einer Art der Gattung *Moenocypris* zugehörigen Schalenbruchstücks aus den unteren *sulcatus*-Schichten

hingewiesen. Arten dieser von TRIEBEL (1959) aufgestellten Gattung sind aus oligo- und miozänen Ablagerungen des Mainzer Beckens (TRIEBEL 1959, 1963) und aus obereozänen und oligozänen Ablagerungen des Hampshire-Beckens und Pariser Beckens (KEEN 1972) bekannt. Die von SIEBER (1905: Fig. 16.3.; Taf. 8, Fig. 23, 24) abgebildete *Cypris risgoviensis* aus obermiozänen Sanden des Scharbens bei Unteressendorf (OSM) entspricht in ihrer Größe und Form sowie im Muster ihres zentralen Schließmuskelfeldes der Gattung *Moenocypris*. Seiner abgebildeten Art vergleichbar sind nach SIEBER auch Exemplare von *Cypris risgoviensis* aus dem *Cypris*-Kalk von Nördlingen sowie eine im Randecker Maar gefundene große *Cypris*-Art. Von mir untersuchte *C. risgoviensis*-Exemplare aus dem Nördlinger Ries (Hainsfarth) zeigen ebenfalls eine gute Übereinstimmung mit *Moenocypris* in Größe und Form. Leider wurden bislang nur verkalkte, opake Gehäuse gefunden, die eine genaue Bestimmung nicht ermöglichen. Das Auffinden weiterer *Moenocypris* (?) sp.-Klappen im Steinheimer Becken, die ich aufgrund des Bruchstückfundes in den noch unzureichend untersuchten unteren *Gyraulus*-Schichten vermute, und das Auffinden besser erhaltener Exemplare von *C. risgoviensis* im Nördlinger Ries würden einen wichtigen Beitrag hinsichtlich der Altersstellung der Sedimente der beiden Meteoritenkrater liefern.

Interessant hinsichtlich der stratigraphischen Reichweite limnischer Ostrakodengattungen ist schließlich, daß die im Steinheimer Becken vorhandenen Arten *P. suborbicularis*, *C. inaequalis*, *P. gracilis* sowie die *Leucocythere*-Arten zu den jeweils ältesten bekannten Arten ihrer Gattung gehören.

### 9.3. Zur biostratigraphischen Gliederung der Steinheimer Sedimente

Gegenüber der erstmaligen Untergliederung der Steinheimer Sedimente anhand der Planorbiden von HILGENDORF (1867) stellt die jüngste Einteilung von MENSINK (1984) eine Vereinfachung in den Schichtbereichen *steinheimensis*- bis *oxystoma*-Schichten dar (vgl. Tab. 1). MENSINKS Einteilung, der ausschließlich die gut unterscheidbaren *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe zugrunde liegen, wurde auch in der vorliegenden Untersuchung verwendet, allerdings mit zusätzlicher Abtrennung der *tenuis*-Schichten. Auf eine feinere Gliederung, bei der auch die Planorbiden der Nebenreihen berücksichtigt werden müßten, wurde wegen der schwierigen Unterscheidbarkeit dieser Arten verzichtet.

Wie der Vergleich des Ostrakodenbefundes mit der vorgenommenen Untergliederung belegt, besteht zwischen beiden eine gute Übereinstimmung. Es lassen sich an den *Gyraulus*-Schichtgrenzen, mit Ausnahme der *oxystoma-revertens*-Grenze, jeweils deutliche Veränderungen der Ostrakodengemeinschaft feststellen. Darüber hinaus bieten sich weitere Unterteilungsmöglichkeiten der *trochiformis*-, *sulcatus*- und *oxystoma*-Schichten an.

MENSINK konnte aufgrund zahlreicher, über einen großen Bereich des Steinheimer Beckens gestreuter Proben belegen, daß die Abfolge der *Gyraulus*-Arten der Hauptreihe faziesunabhängig ist. Ob dies auch für den hier gegebenen Ostrakodenbefund zutrifft, kann nur durch weitere Untersuchungen abgesichert werden. Dabei wäre wünschenswert, daß neben den Ostrakoden auch die Gastropoden der Planorbiden-Nebenreihen und die übrigen aquatischen Gastropoden genauer dokumentiert würden, um eine feinere biostratigraphische Unterteilung zu begründen.

#### 9.4. Zur Interpretation der ökologischen Verhältnisse

Eine Übersicht über die derzeit bekannten Anwendungsmöglichkeiten von Ostrakoden für die paläobiologische und -ökologische Interpretation geben die Arbeiten von CARBONEL et al. (1988), DE DECKKER (1988), DE DECKKER & FORESTER (1988) und GUERNET & LETHIERS (1989).

Zur Rekonstruktion der Ökologie eines Sees können danach anhand der Ostrakoden mitunter Informationen über die Konstanz der Wasserführung, die Strömungsverhältnisse, die Temperatur- und Sauerstoffverhältnisse, den Wasserchemismus sowie den Seentypus und den Zirkulationsmodus gewonnen werden. Zusammen mit Daten zur Morphometrie des Seebeckens sind schließlich auch Rückschlüsse auf das Klima möglich. Der Zugang zu den genannten Informationen erfordert eine Auswertung des Ostrakodenbefundes auf verschiedenen Betrachtungsebenen, nämlich der des Artenspektrums, der zöologischen Struktur, der Schalenmorphologie und des Schalenchemismus.

Die hier untersuchten Ostrakoden des Steinheimer Beckens bieten aufgrund ihrer Erhaltung und Häufigkeit gute Voraussetzungen für eine Analyse auf allen genannten Ebenen. Im Rahmen der vorliegenden Untersuchung konnten aber nur einige ökologische Aspekte, die sich aus der den Steinheimer Arten zugeordneten Biologie und Autökologie rezenter Vergleichsarten ergaben, behandelt werden und anhand der Betrachtung der limnologischen Kenngröße der reduzierten Tiefe die möglichen ökologischen Verhältnisse der *sulcatus*-Zeit präzisiert werden.

Es zeigte sich, daß die von MENSINK (1984) für die *trochiformis*-Zeit angegebene Regressionsphase sich auch in der Ostrakodenzusammensetzung in einem deutlichen Ansteigen der Individuendichten der als Litoralformen klassifizierten Arten, *P. steinheimensis* und *C. nitida*, widerspiegelt und daß die sich anschließende Transgressionsphase unmittelbar mit dem Beginn der *oxystoma*-Zeit zusammenfällt. Angesichts des gegenüber diesen Litoralformen nahezu gegenläufigen Häufigkeitsmusters von *P. gracilis* können auch die von MENSINK für die *steinheimensis*- und *oxystoma*-Zeit angegebenen ökologischen Verhältnisse im großen und ganzen bestätigt werden. Die bisherige ökologische Charakterisierung der *sulcatus*-Zeit bot aber wenige Anhaltspunkte für die Erklärung der sowohl bei der Gastropoden- als auch der Ostrakodenfauna gegenüber den in der *steinheimensis*- und *tenuis*-Zeit feststellbaren deutlichen Veränderungen.

Hier zeigte die Betrachtung der limnologischen Kenngröße der reduzierten Tiefe sowie des Verhältnisses von maximaler Seetiefe zu reduzierter Seetiefe, das anhand der Morphometrie des Seebeckens (REIFF 1976) und der Angaben zur Hydrologie (MENSINK 1984) errechnet werden konnte, sehr deutlich, daß in der *sulcatus*-Zeit höchstwahrscheinlich meromiktische Zirkulationsverhältnisse herrschten. Die damit verbundene Ausbildung eines sauerstoffarmen Profundals bietet eine plausible Erklärung für die mit Beginn und während der *sulcatus*-Zeit feststellbaren Veränderungen der Ostrakodengemeinschaft.

Eine Eutrophierung des Sees in dieser Zeit, die bereits WEILER (1934) vermutete und darauf das Massensterben von Fischen zurückführte, ist ebenfalls sehr wahrscheinlich. Auch BAJOR (1965: 378) deutete dies bei der Interpretation der  $\delta C^{13}$ -Werte an, wenngleich er in seinen Schlußfolgerungen von einer guten Durchlüftung während der gesamten Sedimentationsdauer spricht. Für eine zunehmende Eutrophierung, im Sinne einer Zunahme der Primärproduktion aufgrund zunehmender Nährstoffanreicherung, spricht auch die Bildung von Algenbiohermen im Gebiet des

Zentralhügels (MENSINK 1984: 327), der in der *sulcatus*-Zeit überflutet war, sowie die von BAJOR (1965: 378) genannte Anreicherung mit biogenem CO<sub>2</sub>. Man sollte sich bei diesen Überlegungen vergegenwärtigen, daß nach SCHARF (1987) die Eutrophierung eines Sees natürlicherweise in einem Zeitraum von Jahrtausenden verläuft und im wesentlichen von der Hydrologie und Morphometrie des Sees sowie der Größe seines Einzugsgebietes abhängig ist, aus dem Nährstoffe in den See eingetragen werden.

Weiterhin ökologisch unzureichend charakterisiert bleiben die *revertens*- und *supremus*-Zeit. Hier eröffnete der durch unzureichendes Probenmaterial und eine schlechte Ostrakodenausbeute geprägte Befund kaum weitergehende Möglichkeiten. Die mit Beginn der *supremus*-Zeit wieder feststellbaren schalenmorphologischen Veränderungen bei *I. binocularis* und *L. esphigmena* sind jedoch deutliche Anzeichen dafür, daß hier erneut tiefgreifende Änderungen der ökologischen Verhältnisse stattgefunden haben müssen.

### 9.5. Höckerskulptur von *Ilyocypris binocularis*

Das Vorkommen von Individuen mit höckerigen und solchen mit höckerlosen Schalen derselben Art, wie es für *I. binocularis* dokumentiert wurde, ist auch von anderen Ostrakodenarten bekannt. Am ausführlichsten wurde dies bei der rezenten *Cyprideis torosa* (JONES) untersucht (HIRSCHMANN 1909, 1912; SCHÄFER 1953; HARTMANN 1964; VESPER 1972a, b; KILENYI 1972; DELLING 1981). Dabei zeigte sich, daß diese ursprünglich marine Art in marinem Milieu höckerlose Schalen besitzt und mit abnehmendem Salzgehalt im Brackwasser zunehmend häufiger höckerige Formen vorkommen. VESPER (1972b) gibt für das Auftreten dieser Formen einen Salinitätsbereich von 1,8–14,5‰ an. DELLING (1981) stellte neben diesem am häufigsten genannten Zusammenhang zur Salinität, wofür er allerdings eine positive Korrelation zur Höckerausprägung fand, auch Beziehungen zum pH-Wert und O<sub>2</sub>-Gehalt fest. PEYPOUQUET (1977, aus CARBONEL et al. 1988) hält die Salinität nur für den limitierenden Faktor und vermutet als wesentliche Einflußgröße einen hohen Gehalt an organischen Stoffen.

Das Phänomen der Höckerbildung ist aber auch von Süßwasserarten bekannt. FASSBINDER (1912) stellte eine Höckerausprägung bei Individuen von *Cypris pubera* fest, die in Gefäßen gehalten wurden, in denen es aufgrund der Verdunstung des Wassers zur Kalkanreicherung kam, und die mit Schneckenfleisch gefüttert wurden. Er führte die Höckerausprägung, die durch Freilandfunde bislang nicht belegt ist, auf die kalkreiche Nahrung und das kalkhaltige Wasser zurück.

Bei Arten der limnischen Gattung *Ilyocypris* kommt Höckerskulptur häufig vor. Für *I. bradyi* vermuten DIEBEL & PIETRZENIUK (1975) den verglichen mit *C. torosa* umgekehrten Zusammenhang zur Salinität, da sie bei erhöhtem Salzgehalt vermehrt höckerige Formen fanden.

So könnte auch der Befund von *I. binocularis* bei erster Betrachtung interpretiert werden, der auffallend hohe Anteile höckeriger Formen in der *trochiformis*-Zeit ausweist, in der wegen des stark reduzierten Wasserkörpers sicherlich ein erhöhter Salzgehalt vorhanden war. Der Vergleich mit den von BAJOR (1965) untersuchten Parametern zeigte aber, daß der Veränderung der Anteile an Formen unterschiedlicher Höckerausprägung auch Parameter wie das Ca/Mg-Verhältnis, aber auch der Gehalt an Si, K, B, Fe und das Fe<sup>2+</sup>/Fe<sup>3+</sup>-Verhältnis in ihrer Veränderungstendenz ent-



sprechen. Außerdem ist angesichts der oben dargestellten ökologischen Verhältnisse davon auszugehen, daß die in der *sulcatus*-Zeit einsetzenden Eutrophierungserscheinungen eine zunehmende Belastung mit organischen Stoffen mit sich brachten, so daß insgesamt ein breites Spektrum von möglichen Einflußgrößen gegeben ist. Unklar bleibt schließlich die Bewertung der ebenfalls hohen Anteile an höckerigen Formen in der *steinheimensis*-Zeit, die allerdings nur sehr unzureichend analysiert werden konnte.

Wenn damit auch kein unmittelbarer, kausaler Zusammenhang zu einem der genannten Faktoren gegeben ist, zeigt dieser Befund doch, daß das Auftreten höckeriger Formen in einem Zusammenhang mit Milieuveränderungen steht. Die sich damit ergebende, entscheidende Frage bleibt jedoch die nach dem Wirkungsmechanismus.

VAN MORKHOVEN (1962: 44–46) unterschied einen phänotypischen und genotypischen Mechanismus und interpretiert die Höckerausbildung bei *C. torosa* als auf ersterem, die bei Arten der Gattung *Ilyocypris* als auf letzterem beruhend. Damit wird angenommen, daß bei *C. torosa* eine unmittelbare Steuerung der Höckerausbildung durch exogene Faktoren, die beim Klappenbildungsprozeß wirksam werden, stattfindet, während bei *Ilyocypris*-Arten dafür genetische Grundlagen vorliegen.

KILENYI (1972), der den Sachverhalt für *C. torosa* ausführlich diskutiert und dabei auf die Position der Höcker und das Spektrum der Erscheinungsformen zum gleichen Zeitpunkt hinweist, interpretiert die Existenz höckertragender und höckerloser Formen bei *C. torosa* als auf genetischem Polymorphismus basierend.

Darunter versteht man nach SPERLICH (1988) die Erscheinung, daß in einer Population ständig mehrere verschiedene, distinkt unterscheidbare Formen nebeneinander vorkommen, deren Unterschiede erblich sind. Die Grundlage hierfür kann im einfachsten Fall ein Gen sein, von dem mehrere Allele in einer Population vorkommen. Wahrscheinlicher ist aber eine komplexere Determination. Genetischer Polymorphismus ist keine genetische Besonderheit, sondern „... bei genügend genauer Untersuchung würden sich wohl bei der Großzahl aller tierischer und pflanzlicher Populationen . . . viele Eigenschaften finden lassen, die genetisch polymorph sind“ (SPERLICH 1988: 153). Bekannte Beispiele für „morphologischen Polymorphismus“ sind die menschliche Haar- und Hautfarbe, die Irisfärbung sowie das Vorkommen gebänderter und ungebänderter Formen bei den beiden Gastropodenarten *Cepaea nemoralis* und *Cepaea hortensis*. Ein Musterbeispiel dafür, wie schnell auf einer derartigen genetischen Grundlage Anpassungen an Umweltveränderungen vollzogen werden können, ist die Erscheinung des Industriemelanismus bei *Biston betularia* in Großbritannien.

Einen Beleg für das Vorkommen genetischen Polymorphismus auch bei Ostrakoden erbrachten kürzlich SYWULA & GEIGER (1990). Ihre Allozym-Untersuchungen an *Cytherissa lacustris* zeigten, daß sich Individuen mit glatten Schalen von solchen mit höckertragenden Schalen auch im Allozymmuster unterscheiden. Diese auf Proteinebene (Allozyme = Enzymproteine, die von Allelen eines Locus kodiert werden) festgestellten Unterschiede reflektieren Unterschiede in den entsprechenden Strukturgenen.

Ich halte auch zur Erklärung des Höckerphänomens bei *I. binocularis* die Annahme eines genetischen Polymorphismus für die wahrscheinlichste. Es bleibt populationsgenetischen Untersuchungen an Populationen rezenter Vergleichsarten vorbehalten, diese Hypothese zu überprüfen.

Versteht man die Variabilität der Höckerskulptur als auf genetischem Polymorphismus basierend, stellt sich schließlich die Frage nach dem Selektionsvorteil, den höckerige *Ilyocypris*-Formen gegenüber höckerlosen unter den oben beschriebenen Umweltbedingungen haben könnten.

Wenn *Ilyocypris*-Arten primär das Sediment kühler, sauerstoffreicher Habitate bewohnen und höckerlose Schalen aufweisen, könnte die Potenz zur Höckerausprägung als Anpassung an wärmere, sauerstoffärmere Habitate interpretiert werden. *I. inermis* wäre ein Beispiel einer kaltstenothermen, höckerlosen Art, die im Bodensediment lebt und nicht schwimmen kann, *I. gibba* und *I. monstifica* Beispiele für polythermophile, höckerausbildende Arten, die sich am Boden aber auch auf Pflanzen im freien Wasser aufhalten und schwimmen können. Könnten die Höcker eine stabilere Schwimmlage mit sich bringen? Verringern sie möglicherweise die Einsinktiefe in schlammiges Substrat? Eigenschaften, die bei eutrophen, im Bodenschlamm sauerstoffarmen Verhältnissen sicherlich vorteilhaft sind. In diesem Zusammenhang ist interessant, daß auch *Ilyocypris* sp. in der *sulcatus*-Zeit z. T. höckerige Schalen aufweist.

In der *steinheimensis*-Zeit, in der beide *Ilyocypris*-Arten vorkommen, scheint dagegen *I. binocularis* trotz für diese Zeit anzunehmender oligotropher Verhältnisse einen hohen Anteil höckeriger Formen aufzuweisen, während in den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten, in denen *Ilyocypris* sp. fehlt, meist nur höckerlose *I. binocularis*-Schalen gefunden wurden. Sind die hohen Anteile an höckerigen *I. binocularis*-Schalen in der *steinheimensis*-Zeit möglicherweise auf interspezifische Konkurrenz mit *Ilyocypris* sp. zurückzuführen? *Ilyocypris* sp. war in dieser Zeit meist dominant.

Diese Überlegungen zeigen, daß zur Aufklärung der Bedeutung des Höckerphänomens bei *Ilyocypris*-Arten neben den erwähnten populationsgenetischen Untersuchungen auch funktionsmorphologische Betrachtungen und synökologische Untersuchungen an rezemtem Material erforderlich sind.

### 9.6. Die *Leucocythere*-Arten des Steinheimer Sees

Die Gattungszugehörigkeit der Limnocytherinen des Steinheimer Sees bleibt unsicher. Die vorgenommene Zuordnung erfolgte aufgrund der besseren Übereinstimmung von *L. immigrata* mit den von DANIELOPOL et al. (1989) genannten Schalenmerkmalen für die Gattung *Leucocythere*. *L. sieberi* und *L. esphigmene* wurden wegen des postulierten phylogenetischen Zusammenhangs mit *L. immigrata* ebenfalls dieser Gattung zugeordnet, obwohl vor allem *L. esphigmene* in ihrer typischen Ausprägung die angeführten Gattungsmerkmale nicht mehr erfüllt. Die für *L. esphigmene* dokumentierte große Variabilität im Profilverlauf wirft damit grundlegende Probleme bezüglich der Gattungscharakterisierung bei den Limnocytherinae auf. Dies gilt vor allem angesichts der festgestellten Variabilität des Schloßbereichs, dem großer gattungsdiagnostischer Wert zukommt. Eine Revision der Gattungen der Limnocytherinae unter Einbeziehung weiterer Schalenmerkmale ist deshalb vonnöten.

Die für den *Leucocythere*-Befund gegebene Interpretation eines Speziationsereignisses (Speziationshypothese) in der mittleren *sulcatus*-Zeit gründet sich auf die in den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten ausschließlich vorgefundenen, einen „Zwischenformcharakter“ zwischen *L. sieberi* und *L. esphigmene* aufweisenden Klappen. Sie wurden als veränderte *L. immigrata*-Klappen interpretiert, zumal sich

mit Beginn der *sulcatus*-Zeit auch bei anderen Ostrakodenarten (*I. binocularis*, *Ilyocypris* sp., *H. steinheimensis*) merkbliche Veränderungen einstellten.

Eine zweite Hypothese könnte davon ausgehen, daß in der *sulcatus*-Zeit bisher nicht vorhandene Limnocytherinen neu in den See gelangten (Einwanderungshypothese). Eine erste denkbare Variante dieser Hypothese wäre, daß sowohl *L. esphigmena* als auch *L. sieberi* neu in den See gelangten und *L. immigrata* ausstarb. Als zweite Variante könnte angenommen werden, daß nur *L. esphigmena* neu in den See kam und *L. immigrata* und *L. sieberi* identisch sind. Für diese Art bestünde in den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten eine Nachweislücke, und die als *L. immigrata*-Formen interpretierten Klappen der unteren *sulcatus*-Schichten entsprächen bei dieser Vorstellung *L. esphigmena* in ihrer ursprünglichen Ausprägung.

Beide Varianten der Einwanderungshypothese halte ich für weniger wahrscheinlich als die Speziationshypothese. Die Klappen der unteren *sulcatus*-Schichten zeigen nicht nur intermediäre Merkmale, sondern ihre Ausprägung ist auch sehr heterogen. Es finden sich darunter z. T. abnorm erscheinende Formen sowie Formen mit nahezu glatter, nicht retikulierter Schalenoberfläche, so daß insgesamt der Eindruck einer hier stattfindenden „Experimentierphase“ entsteht. Zudem drückt sich auch hier der Geschlechtsdimorphismus wie bei *L. immigrata*-Populationen der *steinheimensis*-Schichten in einem Längenunterschied der Klappen aus, während er sich bei *L. sieberi* und *L. esphigmena* in einem Höhenunterschied manifestiert.

Mit Hilfe vergleichender Untersuchungen von feineren Merkmalen (z. B. Porenkanalmuster) sowie Varianzanalysen einzelner Schichtpopulationen der *Leuocythere*-Arten wird diese Hypothese näher zu prüfen sein. Darüber hinaus wäre wünschenswert, wenn weiteres Probenmaterial aus den tieferen Schichtbereichen sowie den unteren bis mittleren *sulcatus*-Schichten auch aus anderen Beckenbereichen untersucht werden könnte.

Die sehr auffälligen Veränderungen der Schalenmorphologie bei *L. esphigmena* im Profilverlauf wurden in Kap. 5 beschrieben. Die in den *trochiformis*-Schichten am markantesten ausgeprägten Klappen mit sehr kräftig ausgebildeten Schloßstrukturen und einer dorsalen Einbuchtung veranlaßten DANIELOPOL et al. (1990), diese als Musterbeispiel eines funktionsmorphologischen Carapax-Modells zu beschreiben. Bei dieser holistischen Betrachtung wird die Gesamtfunktion des Carapax, die darin besteht, den Körper des Tieres zu schützen und als Träger sensorischer Elemente die Integration in seine Umwelt zu gewährleisten, in verschiedene Funktionselemente untergliedert. Für die Betrachtung der statischen Verhältnisse des Carapax wird die Statik einer Brücke als Analogon herangezogen. Die daraus für den Carapax von *L. esphigmena* resultierenden Erkenntnisse zeigen, daß eine Veränderung eines der Funktionselemente aufgrund seiner funktionellen Integration die Veränderung weiterer Funktionselemente nach sich ziehen muß, soll die Gesamtfunktion erhalten bleiben. Die besonders in der *trochiformis*-Zeit schwach kalzifizierten Klappen von *L. esphigmena* können demnach ihre Funktion, der Körperlast standzuhalten, nur erfüllen, wenn entsprechende Funktionselemente wie der Dorsalrand und die Schloßstrukturen oder die Verwachsungszonen der Innenlamellen verstärkt werden. Ein Zusammenhang der Ausprägungsstärke dieser Elemente kann im Profilverlauf festgestellt werden, woraus sich auch die Auffälligkeit der Veränderungen erklärt. Sie sind wahrscheinlich auf unterschiedliche Kalzifizierung zurückzuführen. Gerade für die *trochiformis*-Zeit werden von BAJOR (1965) auch die niedrigsten Werte für das Ca/Mg-Verhältnis angegeben.

*L. sieberi*-Klappen, die DANIELOPOL et al. (1990) für die männlichen Klappen von *L. esphigmena* hielten, sind demgegenüber stärker kalzifiziert und weisen auch nicht derart starke Veränderungen im Profilverlauf auf. Dies gibt Anlaß zur Annahme, daß ein wesentlicher Punkt, der zur Aufspaltung der *L. immigrata*-Population in den unteren *sulcatus*-Schichten geführt haben kann, Abweichungen im Kalzifizierungsprozeß betreffen können.

Näher zu untersuchen bleibt schließlich die in den *oxystoma*- und *revertens*-Schichten festgestellte Größenreduktion von *L. esphigmena*, wobei die männlichen Klappen eine noch erheblich stärkere Verkleinerung aufweisen als die weiblichen. Da es sich bei den vermessenen Exemplaren um die jeweils größten der untersuchten Schichtpopulation handelt und die männlichen Klappen über die charakteristische Lateralabuchtung im hinteren Klappenteil verfügen, die auf den Kopulationsapparat zurückgeführt wird, gehe ich davon aus, daß es sich um Klappen adulter Tiere handelt. Diese Annahme müßte aber durch eine ausführliche Betrachtung der Ontogeniestadien unter Einbeziehung feinerer Strukturmerkmale überprüft werden.

### 9.7. Schlußbetrachtung

Die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung machen deutlich, daß dem Steinheimer Becken auch hinsichtlich seiner Ostrakodenfauna ein hoher Stellenwert als Fossilienfundstätte beizumessen ist. Das massenhafte Vorkommen gut erhaltener Ostrakodenschalen ermöglicht eine weitergehende Charakterisierung der Arten, in die auch Betrachtungen der Ontogeniestadien sowie Varianzanalysen einbezogen werden können. Sie sind damit in ihren Untersuchungsmöglichkeiten mit rezentem Schalenmaterial vergleichbar.

Die Charakterisierung limnischer Ostrakodenarten anhand ihrer Schalen ist verglichen mit der mariner Arten problematischer, da sie aufgrund schwächerer Kalzifizierung leichter zerbrechen und wegen meist adonter Schloßverhältnisse und glatter Schalenoberflächen merkmalsärmer sind. Dies ist auch ein Grund dafür, weshalb sie für viele Gattungen noch sehr unzureichend erfolgt ist. Ein Vergleich fossiler, limnischer Ostrakoden mit rezenten Arten ist besonders wichtig, weil letztere anhand von Körpermerkmalen eine verlässliche Artbestimmung ermöglichen, wodurch die Voraussetzung für das Auffinden auch feiner artspezifischer Schalenmerkmale geschaffen werden kann. Den gut charakterisierbaren Ostrakodenschalen des Steinheimer Beckens kommt bei der Übertragung solcher Erkenntnisse auf fossiles Material eine wichtige Funktion zu, zumal hier auch einige Arten vorkommen, die zu den bislang ältesten bekannten ihrer Gattung zählen.

Trotz der Unzulänglichkeiten, die dieses sich noch im Aufbau begriffene Instrumentarium besitzt, konnte die vorliegende Untersuchung erste stratigraphische Hinweise liefern und einen Beitrag zur Ökologie des Steinheimer Sees leisten. Die sich aufdrängende Parallelität hinsichtlich schalenmorphologischer Veränderungen bei Arten der Gastropoden- und Ostrakodenfauna belegt, daß diese Änderungen als Reaktionen auf die Änderung der ökologischen Verhältnisse zu verstehen sind. Demgegenüber unterstreicht GORTNER (1990) die Bedeutung der über einen langen Zeitraum konstanten ökologischen Verhältnisse („Langzeitbiotop“) für die Ausbildung komplexer Schalenskulptur bei Gastropoden, da keine der von ihm diskutierten Haupthypothesen, die Wellenschlaghypothese, die Salinitätshypothese und die Koevolutionshypothese, eine befriedigende Erklärung dieser Erscheinung bietet. Der Ostrakodenbefund zeigt, daß die Reaktion auf Umweltveränderungen von Art

zu Art sehr unterschiedlich sein kann. Eine generelle Aussage zum Wirkungsmechanismus aller feststellbaren Veränderungen halte ich daher nicht für möglich. Bei der Interpretation müssen vielmehr die spezifischen Eigenschaften hinsichtlich der Variabilität und Plastizität der jeweiligen Art berücksichtigt werden.

In vorliegender Untersuchung konnten nicht alle Auswertungsmöglichkeiten Anwendung finden. Die Aussagemöglichkeiten bleiben auch deshalb beschränkt, weil im Unterschied zu MENSINKS Untersuchung keine Parallelproben gleicher Schichtbereiche aus unterschiedlichen Beckenbereichen zur Verfügung standen und auch die Probenmenge und -qualität der unteren und oberen Schichtbereiche unzureichend war.

Die Ostrakoden und Gastropoden reflektieren als hololimnische Organismen die ökologischen Verhältnisse und ihre Veränderung und damit die Geschichte des Steinheimer Sees. Hiermit sind nicht nur die abiotischen Verhältnisse und ihre Veränderung, sondern auch die biotischen und synökologischen gemeint. Letztere wurden bislang kaum in Betracht gezogen und sind auch im Rezenten noch unzureichend untersucht. Gerade für interspezifische Beziehungen zwischen Ostrakoden- und Gastropodenarten gibt es aber einige Beispiele (DESCHENS et al. 1953, DESCHENS 1954, LO 1967, SOHN & KORNIKER 1972, 1975, JANZ 1988: 96–97), und es ist unvorstellbar, daß die einzelnen Glieder der Biozönose des Steinheimer Sees nicht in enger Wechselwirkung zueinander standen. Die überaus reichhaltige Überlieferung von Ostrakoden- und Gastropodenschalen ermöglicht hier eine weitergehende Rekonstruktion der Geschichte eines tertiären Kratersees. Allein schon die Einzel- und Bruchstückfunde von Ostrakodenschalen weisen darauf hin, daß diese Informationsquelle dabei noch längst nicht ausgeschöpft ist.

## 10. Literatur

- ABSOLON, A. (1973): Ostracoden aus einigen Profilen spät- und postglazialer Karbonatablagerungen in Mitteleuropa. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 13: 47–94, 40 Abb., 2 Taf., 1 Taf.; München.
- ADAM, K. D. (1980): Das Steinheimer Becken — eine Fundstätte von Weltgeltung. — Jh. Ges. Naturkde. Württemberg, 135: 32–144, 66 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- ALM, G. (1916): Monographie der Schwedischen Süßwasser-Ostracoden nebst systematischen Besprechung der Tribus Podocopa. — Zool. Bidrag. Uppsala, 4: 1–248, 95 Textfig., 1 Taf.; Uppsala.
- BAJOR, M. (1965): Zur Geochemie der tertiären Süßwasserablagerungen des Steinheimer Beckens, Steinheim am Albuch (Württemberg). — Jh. geol. Landesamt Baden-Württemberg, 7: 355–386, 15 Abb., 4 Taf., 11 Tab.; Freiburg i. Br.
- CARBONEL, P., COLIN, J.-P., DANIELOPOL, D. L., LÖFFLER, H. & NEUSTRUEVA, J. (1988): Paleocology of limnic ostracodes; a review of some major topics. — Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., 62: 413–461; Amsterdam.
- CARBONNEL, G. (1969): Les ostracodes du Miocène Rhodanien: systematique, biostratigraphie écologique, paléobiologie. — Docum. Lab. Géol. Lyon, 32/1–2: 1–469, 48 Abb., 16 Taf., 57 Tab.; Lyon.
- DANIELOPOL, D. L. (1980): Deux espèces hypogés du genre *Candonopsis* (Ostracoda, Candoninae) du Sud de la France et du Cuba. — Vie Milieu, 30/3–4: 315–323; Paris.
- DANIELOPOL, D. L., MARTENS, K. & CASALE, L. M. (1989): Revision of the genus *Leucocythere* KAUFMANN, 1892 (Crustacea, Ostracoda, Limnocytheridae), with the description of a new species and two new tribes. — Bull. kon. belg. Inst. Natuurwet. Biol., 59: 63–94, 13 fig.; Brüssel.
- DANIELOPOL, D. L., OLTEANU, R., LETE, C. & CARBONEL, P. (1990): Carapace morphology of *Cytherissa lacustris* (Cytherideidae): Its interest for the systematics and the phylo-

- geny of the group. — Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine, Bordeaux, 47: 27–53, 15 fig.; Bordeaux.
- DE DECKKER, P. (1988): An account of the techniques using ostracodes in palaeolimnology in Australia. — *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 62: 463–475; Amsterdam.
- DE DECKKER, P. & FORESTER, R. M. (1988): The use of ostracodes to reconstruct continental palaeoenvironmental records. — *In*: DE DECKKER, P., COLIN, J.-P. & PEYPOUQUET, J.-P. (eds.): *Ostracoda in the earth sciences: 175–199*; Amsterdam (Elsevier).
- DEHM, R., GALL, H., HÖFLING, R., JUNG, W. & MALZ, H. (1977): Die Tier- und Pflanzenreste aus den obermiozänen Riessee-Ablagerungen in der Forschungsbohrung Nördlingen 1973. — *Geologica Bavarica*, 75: 91–109, 1 Beil., 1 Tab.; München.
- DELLING, D. (1981): Eutrophierungseffekte an Ostracodengemeinschaften oligohaliner Gewässer Norddeutschlands. — Diss. Univ. Kiel, 265 S., 44 Abb., 67 Tab., 44 Taf.
- DESCHIENS, R. (1954): Mécanisme de l'action létale de *Cypridopsis hartwigi* sur les mollusques vecteurs des bilharzioses. — Bull. Soc. Pathol. exot., 47: 399–401; Paris.
- DESCHIENS, R., LAMY, L. & LAMY, H. (1953): Sur un ostracode prédateur de bullins et de planorbes. — Bull. Soc. Pathol. exot., 46: 956–958; Paris.
- DIEBEL, K. & PIETRZENIUK, E. (1975): Ostracoden aus dem holozänen Travertin von Bad Langensalza. — *Quartärpaläontologie*, 1: 27–55, 4 Abb., 6 Taf.; Berlin.
- FAHLBUSCH, V. (1981): Miozän und Pliozän — Was ist was? Zur Gliederung des Jungtertiärs in Süddeutschland. — Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 21: 121–127, 1 Tab.; München.
- FASSBINDER, K. (1912): Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden. — Zool. Jb., Anatomie, 32/4: 533–576, 1 Abb., 2 Taf.; Jena.
- FREELS, D. (1980): Limnische Ostrakoden aus Jungtertiär und Quartär der Türkei. — Geol. Jb., B, 39: 3–169, 2 Abb., 2 Tab., 18 Taf.; Hannover.
- GORTHNER, A. (1988): Makroevolution in Langzeitseen. — *Eclogae geol. Helv.*, 81/3: 915–921, 2 Fig., 1 Tab.; Basel.
- (1990): Bau, Funktion und Evolution komplexer Gastropodenschalen in Langzeitseen. Mit einem Beitrag zur Paläobiologie von *Gyraulus „multiformis“* im Steinheimer Becken. — Diss. Univ. Tübingen, 186 S., 56 Abb., 27 Tab., 10 Taf. — [Manuskript]
- GORTHNER, A. & MEIER-BROOK, C. (1985): The Steinheim Basin as paleo-ancient lake. — *In*: BAYER, U. & SEILACHER, A. (Hrsg.): *Sedimentary and Evolutionary Cycles*. — Lecture Notes in Earth Sciences, 1: 322–334, 7 Fig., 1 Tab.; Berlin, Heidelberg, New York & Tokyo (Springer).
- GOTTSCHICK, F. (1920): Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. — Jen. Z. Naturwiss., (NF 49) 56: 155–216, 3 Taf., 8 Abb.; Jena.
- GREGOR, H.-J. (1983): Die miozäne Blatt- und Frucht-Flora von Steinheim am Albuch (Schwäbische Alb). — *Documenta naturae*, 10: 1–45, 8 Abb., 4 Tab., 4 Taf.; München.
- GROSCHOPE, F. & REIFF, W. (1966): Ergebnisse neuerer Untersuchungen im Steinheimer Becken (Württemberg). — Jh. Ver. vaterl. Naturkde. Württemberg, 121: 155–168, 3 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1969): Das Steinheimer Becken. Ein Vergleich mit dem Ries. — *Geologica Bavarica*, 61: 400–412, 6 Abb.; München.
- (1971): Es war ein Meteorereinschlag. Ergebnis der Bohrungen im Steinheimer Becken. — Kosmos, 67: 520–525; Stuttgart.
- GUERNET, C. & LETHIERS, F. (1989): Ostracodes et recherche des milieux anciens: possibilité et limites. — Bull. Soc. géol. France, 8. sér., 5/3: 577–588, 1 Taf., 7 Abb.; Paris.
- HARTMANN, G. (1964): Das Problem der Buckelbildung auf Schalen von Ostracoden in ökologischer und historischer Sicht (mit Bemerkungen zur Fauna des Trasimenischen Sees). — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 61 (Kosswig-Festschrift): 59–66, 1 Taf.; Hamburg.
- HARTMANN, G. & PURI, H. S. (1974): Summary of neontological and paleontological classification of Ostracoda. — Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 70: 7–73; Hamburg.
- HEIZMAN, E. P. J. (1973): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil V. Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. Ursidae, Felidae, Viverridae sowie Ergän-

- zungen und Nachträge zu den Mustelidae. – *Palaeontographica*, Suppl. 8: 1–95, 4 Taf., 34 Abb.; Stuttgart.
- HILLER, D. (1971): Untersuchungen zur Biologie und zur Ökologie limnischer Ostracoden aus der Umgebung von Hamburg. – Diss. Univ. Hamburg, 189 S., 24 Abb., 34 Tab.
- HILGENDORF, F. (1867): Über *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. – Monatsber. k. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1866: 474–504, 1 Taf.; Berlin.
- HIRSCHMANN, N. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Ostracodenfauna des Finnischen Meerbusens: 1. – *Meddelanden af Societas pro Fauna et Flora Fennica*, 35: 282–296, 1 Taf.; Helsingfors.
- (1912): Beitrag zur Kenntnis der Ostrakodenfauna des Finnischen Meerbusens: 2. – *Acta Societatis pro Fauna et Flora Fennica*, 36/2: 1–68, 3 Taf., 15 Abb.; Helsingfors.
- JANZ, H. (1983): Die Ostracoden (Crustacea) des Schönbuchs bei Tübingen. – *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, 138: 245–259, 9 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1988): Untersuchung über die Zusammensetzung der Bodenfauna von Fallaubtümpeln im Naturpark Schönbuch in Abhängigkeit vom Zersetzungsgrad des Rotbuchenlaubs. – Diss. Univ. Tübingen, 200 S., 24 Abb., 42 Tab.
- KEEN, M. C. (1972): The Sannoisian and some other Upper Palaeogene Ostracoda from North-West Europe. – *Palaeontology*, 15/2: 267–325, 13 Abb., 12 Taf.; London.
- KHEIL, J. (1964): Die Ostrakoden der Mydlovary-Schichtenfolge im Südböhmischen Třeboň-Becken. – *Sbornik Geologickch Ved., Paleontologie, rada P*, 4: 7–46, 13 Abb., 4 Taf.; Prag.
- KILENYI, T. I. (1972): Transient and balanced genetic polymorphism as an explanation of variable nodding in the ostracode *Cyprideis torosa*. – *Micropaleontology*, 18/1: 47–63, 9 fig., 1 tab., 1 pl.; New York.
- KLIE, W. (1938): Krebstiere oder Crustacea III: Ostracoda, Muschelkrebse. – In: DAHL, F.: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise. 34: 1–230, 786 Abb.; Jena (G. Fischer).
- KRSTIĆ, N. (1976): Variability of *Candoninae* Adductor Scars. – *Abh. Verh. naturwiss. Ver. Hamburg (NF)* 18/19 (Suppl.): 309–314, 60 fig.; Hamburg.
- LO, C.-T. (1967): The inhibiting action of ostracods on snail cultures. – *Trans. Amer. microsc. Soc.*, 86/4: 402–405; Lancaster.
- LÖFFLER, H. & DANIELOPOL, D. L. (1978): Ostracoda (Cypridae). – In: ILLIES, J. (Hrsg.): *Limnofauna Europaea*. 196–208; Stuttgart (G. Fischer).
- LÜTTIG, G. (1962): Zoologische und paläontologische Ostracoden-Systematik. – *Paläont. Z.*, 36 (H. SCHMIDT-Festband): 154–184, 2 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- LUTZ, A.-K. (1965): Jungtertiäre Süßwasser-Ostracoden aus Süddeutschland. – *Geol. Jb.*, 82: 271–330, 30 Abb., 1 Taf.; Hannover.
- MALLWITZ, J. (1984): Untersuchungen zur Ökologie litoraler Ostracoden im Schmal- und Lüttauersee (Schleswig-Holstein, BRD). – *Arch. Hydrobiol.*, 100/3: 311–339, 16 Abb., 4 Tab.; Stuttgart.
- MALZ, H. (1976): *Heterocypris* vel *Cyprinotus*? Ist die Morphologie des Gehäuses entscheidend für die Bestimmung rezenter Ostracoden-Gattungen? – *Senck. leth.*, 57/2–3: 185–199, 1 Abb., 1 Tab., 2 Taf.; Frankfurt.
- MALZ, H. & MOAYEDPOUR, E. (1973): Miozäne Süßwasser-Ostracoden aus der Rhön. – *Senck. leth.*, 54/2–4: 281–309, 5 Abb., 5 Taf.; Frankfurt.
- MAYER, G. (1976): Württembergische Paläontologen, vorzügliche Liebhaber (Sammler, Förderer, Popularisatoren, Präparatoren), die im *Catalogus bio-bibliographicus* von Lambrrecht und Quenstedt (1938) fehlen. – *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, 131: 50–124, 17 Abb., 6 Taf.; Stuttgart.
- MEHES, G. (1907): Beiträge zur Kenntnis der pliozänen Ostrakoden Ungarns. 1: Die Cypridaeen der unterpannonischen Stufe. – *Földtani Közlöny, Suppl.*, 37/12: 495–536, 4 Taf.; Budapest.
- MEISCH, C. (1984): Revision of the recent Western Europe species of the Genus *Potamocypris* (Crustacea, Ostracoda). Part I: Species with short swimming setae on the second antennae. – *Trav. Sci. Mus. Hist. Nat. Luxembourg*, 3: 1–55; Luxembourg.
- (1988): Ostracodes récoltés à Paris. Avec une clef pour la détermination des espèces européennes du genre *Ilyocypris* (Crustacea, Ostracoda). – *Bull. Soc. Naturalistes luxemb.*, 88: 145–163, 6 Abb.; Luxembourg.

- MENSINK, H. (1984): Die Entwicklung der Gastropoden im miozänen See des Steinheimer Beckens (Süddeutschland). – *Palaeontographica*, Abt. A, 183/1–3: 1–63, 10 Taf., 29 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- MILLER, K. (1900): Die Schneckenfauna des Steinheimer Obermiocäns. – *Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg*, 56: 385–406, 1 Taf.; Stuttgart.
- NÜCHTERLEIN, H. (1969): Süßwasserostracoden aus Franken. Ein Beitrag zur Systematik und Ökologie der Ostracoden. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 54/1: 223–287, 37 Abb.; Berlin.
- PETKOVSKI, T. K. (1969): Über die Notwendigkeit einer Revision der Süßwasser-Ostracoden Europas. – *In*: NEALE, I. W. (Hrsg.): *The taxonomy, morphology and ecology of recent Ostracoda*: 76–81; Edinburgh (Oliver & Boyd).
- REIFF, W. (1976): Einschlagkrater kosmischer Körper auf der Erde. – *Stuttgarter Beitr. Naturkde*, C, 6 (2. Aufl. 1984): 24–47, 24 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- (1977): The Steinheim Basin – an impact structure. – *In*: RODDY, D. J., PEPIN, R. O. & MERRILL, R. B. (Hrsg.): *Impact and Explosion Cratering. Planetary and Terrestrial Implications*: 309–320, 9 Abb.; New York & Oxford (Pergamon Press).
- (1988): Zur Gleichaltrigkeit der Einschlagkrater (Meteorkrater) Steinheimer Becken und Nördlinger Ries. – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, NF 70: 383–397, 3 Abb., 2 Tab.; Stuttgart.
- (1990): Weißer Jura und Tertiär auf der Ostalb (Exkursion D am 19. April 1990). – *Jber. Mitt. oberrhein. geol. Ver.*, NF 72: 107–123, 6 Abb., 1 Tab.; Stuttgart.
- SANDBERGER, F. (1874): Die Steinheimer Planorbiden. – *Verh. phys.-med. Ges.*, NF 5: 231–232; Würzburg.
- SCHÄFER, H. W. (1953): Über Meeres- und Brackwasser-Ostracoden aus dem Deutschen Küstengebiet mit: 2. Mitteilung über die Ostracodenfauna Griechenlands. – *Hydrobiologia*, 5/4: 351–389, 15 Abb.; Den Haag.
- SCHARF, B. W. (1987): Limnologische Beschreibung, Nutzung und Unterhaltung von Eifelmaaren. 117 S.; Mainz (Ministerium für Umweltschutz und Gesundheit Rheinland-Pfalz).
- SIEBER, E. (1905): Fossile Süßwasser-Ostrakoden aus Württemberg. – *Jh. Ver. Vaterl. Naturkde. Württemberg*, 61: 321–346, 16 Abb., 2 Taf.; Stuttgart.
- SOHN, J. G. & KORNIKER, L. S. (1972): Predation of schistosomiasis vector snails by Ostracoda (Crustacea). – *Science*, 175: 1258–1259; Washington.
- (1975): Variation in predation behavior of ostracode species on schistosomiasis vector snails. – *Bull. Amer. Paleont.*, 65: 217–223; Ithaca.
- SPELICH, D. (1988): Populationsgenetik. Grundlagen und experimentelle Ergebnisse. 240 S.; Stuttgart (G. Fischer).
- STRAUB, E. W. (1952): Mikropaläontologische Untersuchungen im Tertiär zwischen Ehingen und Ulm a. d. Donau. – *Geol. Jb.*, 66: 433–524, 24 Abb., Taf. 4, 3 Texttaf.; Hannover.
- SYWULA, T. & GEIGER, W. (1990): Genetic and morphological polymorphism in the freshwater ostracod *Cytherissa lacustris* (SARS) of Mondsee and Attersee (Austria). – *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 47: 69–81, 3 fig., 7 Tab.; Bordeaux.
- TETART, J. (1982): Description de la carapace des ostracodes d'eau douce de France. Famille des Cyprididae (genres *Cypris*, *Cyprois*, *Heterocypris*, *Herpetocypris*, *Ilyodromus*, *Notodromas*) et famille des Darwinulidae. – *Trav. Lab. Hydrobiol.*, fascicule unique: 125–178; Grenoble.
- (1985): Description de la carapace des ostracodes d'eau douce de France. II. Famille des Cyprididae (genre *Cyclocypris*, *Cyprina*, *Cypricercus*, *Eucypris*). – *Spixiana*, 8/2: 171–195; München.
- TRIEBEL, E. (1941): Zur Morphologie und Ökologie der fossilen Ostracoden. Mit Beschreibung einiger neuer Gattungen und Arten. – *Senckenbergiana*, 23/4–6: 294–400, 15 Taf., 2 Abb.; Frankfurt.
- (1959): *Moenocypris* n. g. (Crust., Ostr.). – *Senck. leth.*, 40/1–2: 1–17, 4 Taf.; Frankfurt.
- (1963): Ostracoden aus dem Sannois und jüngeren Schichten des Mainzer Beckens: 1. Cyprididae. – *Senck. leth.*, 44/3: 157–207, 12 Taf.; Frankfurt.



- VAN MORKHOVEN, F. P. C. M. (1962, 1963): Post-Paleozoic Ostracoda. Their Morphology, Taxonomy, and Economic Use. Vol. I (General), Vol. II (Generic Descriptions). – Amsterdam, London & New York (Elsevier).
- VESPER, B. (1972): Zur Morphologie und Ökologie von *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) (Crustacea, Ostracoda, Cytheridae) unter besonderer Berücksichtigung ihrer Biometrie. – Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 68: 21–77, 13 Abb.; Hamburg. – [1972a]
- (1972): Zum Problem der Buckelbildung bei *Cyprideis torosa* (JONES, 1850) (Crustacea, Ostracoda, Cytheridae). – Mitt. Hamburg. zool. Mus. Inst., 68: 79–94, 6 Abb.; Hamburg. – [1972b]
- WEILER, W. (1934): Die tertiären Wirbeltiere des Steinheimer Beckens. Teil 1. Die Fische des Steinheimer Beckens. – Palaeontographica, Suppl. 8: 1–20, 2 Taf., 18 Abb.; Stuttgart.
- WILLMANN, R. (1985): Die Art in Raum und Zeit: das Artkonzept in der Biologie und Paläontologie. 207 S., 46 Abb.; Berlin & Hamburg (Parey).
- ZÖBELEIN, H. K. (1985): Stratigraphie der nördlichen und teils mittleren Vorlandmolasse zwischen Hegau und Isar anhand von 11 Profilen. – Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. hist. Geol., 25: 209–273, 1 Abb., 2 Tab. (Text), 1 Tab. (Beilage); München.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Horst Janz, Staatliches Museum für Naturkunde, Rosenstein 1, D-7000 Stuttgart 1.

## Anmerkungen zu Tafel 1–18:

Alle Stücke: Mittelmiozän, Steinheimer Becken.

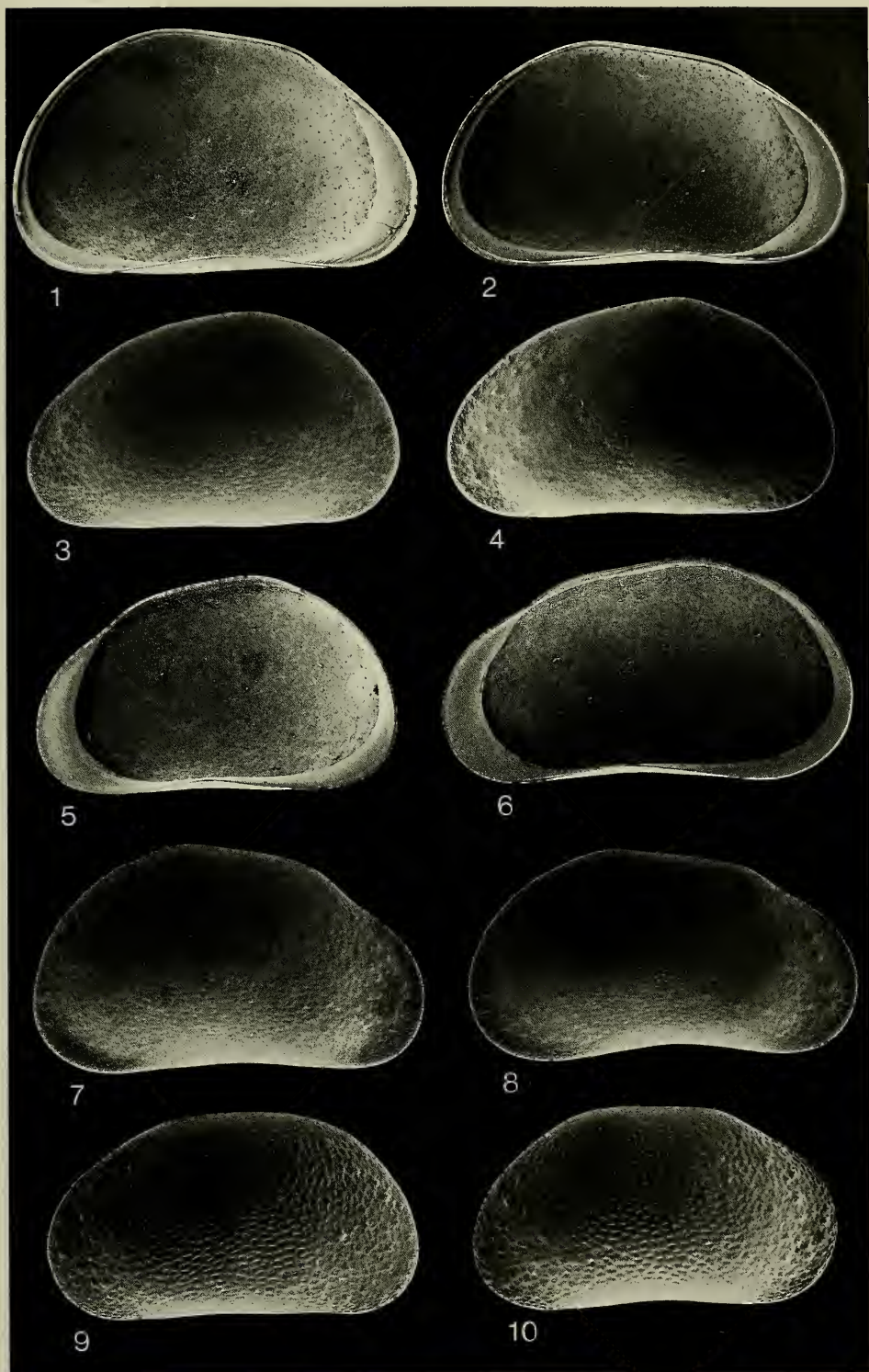
L = linke, R = rechte Klappe, G = Gehäuse.

In Klammern sind jeweils Länge und Höhe in  $\mu\text{m}$  angegeben.

## Tafel 1

*Pseudocandona steinheimensis* (SIEBER)

- Fig. 1. L♂ (1077, 649), Neotypus, Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/1.
- Fig. 2. L♀ (1058, 585), Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/2.
- Fig. 3. L♂ (938, 555), Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S35). – SMNS 25427/3.
- Fig. 4. L♀ (1032, 585), Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S35). – SMNS 25427/4.
- Fig. 5. R♂ (953, 555), Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/5.
- Fig. 6. R♀ (1050, 570), Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/6.
- Fig. 7. R♂ (993, 585), Außenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/7.
- Fig. 8. R♀ (990, 563), Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S35). – SMNS 25427/8.
- Fig. 9. L A-2 (660, 365), Außenansicht, ca. x80;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/9.
- Fig. 10. R A-2 (638, 360), Außenansicht, ca. x80;  
*oxystoma*-Schichten (S36). – SMNS 25427/10.



## Tafel 2

*Pseudocandona steinheimensis* (SIEBER)

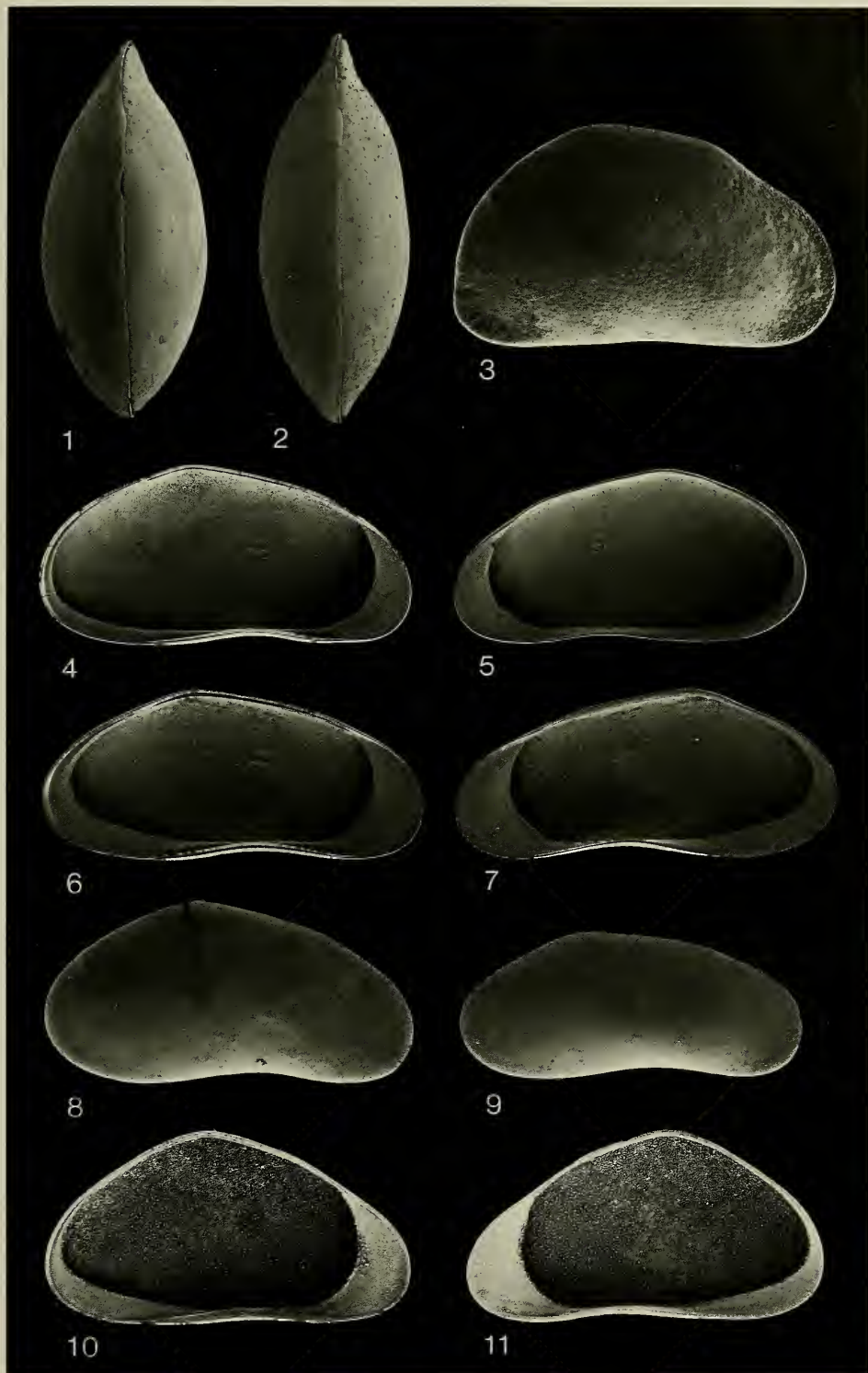
- Fig. 1. G♂ (978), Dorsalansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S19). – SMNS 25427/11.
- Fig. 2. G♀ (1008), Dorsalansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S19). – SMNS 25427/12.

*Candona cf. ratisbonensis* LUTZ

- Fig. 3. R (990, 585), Außenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (Ph10). – SMNS 25428.

*Candonopsis arida* SIEBER

- Fig. 4. L♂ (833, 405), Neotypus, Innenansicht, ca. x65;  
*trochiformis*-Schichten (S35). – SMNS 25429/11.
- Fig. 5. R♂ (795, 398), Innenansicht, ca. x65;  
*oxystoma*-Schichten (Ph16). – SMNS 25429/2.
- Fig. 6. L♀ (840, 383), Innenansicht, ca. x65;  
*oxystoma*-Schichten (K5). – SMNS 25429/3.
- Fig. 7. R♀ (822, 375), Innenansicht, ca. x65;  
*oxystoma*-Schichten (K5). – SMNS 25429/4.
- Fig. 8. R♂ (781, 397), Außenansicht, ca. x65;  
*oxystoma*-Schichten (Ph1). – SMNS 25429/5.
- Fig. 9. R♀ (733, 328), Außenansicht, ca. x65;  
*oxystoma*-Schichten (Ph2). – SMNS 25429/6.
- Fig. 10. L (788, 428), extreme Ausprägung der hohen Form, Innenansicht, ca. x65;  
*trochiformis*-Schichten (S26). – SMNS 25429/7.
- Fig. 11. R (777, 420), extreme Ausprägung der hohen Form, Innenansicht, ca. x65;  
*trochiformis*-Schichten (S26). – SMNS 25429/8.



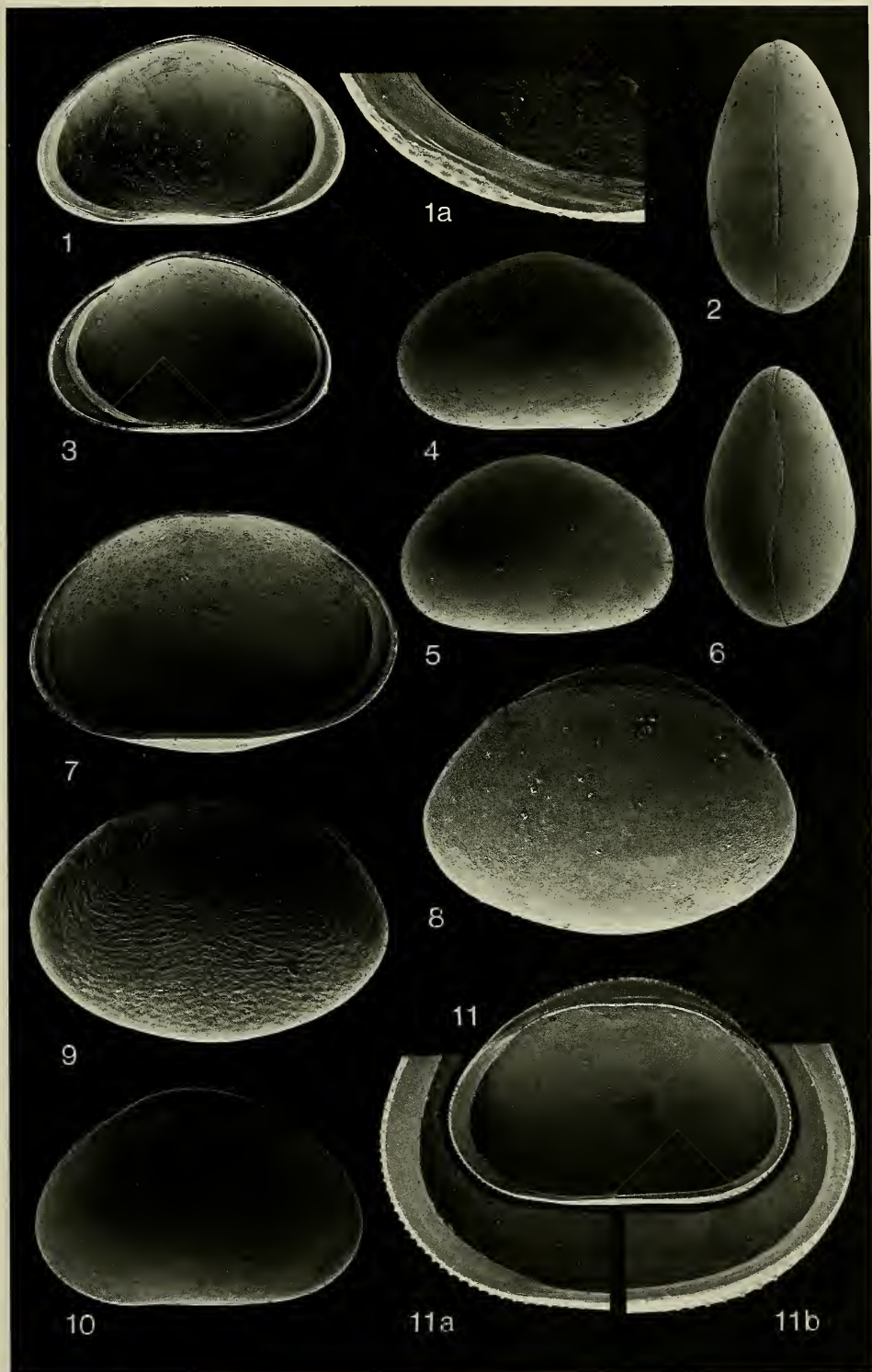
## Tafel 3

*Cyclocypris nitida* SIEBER

- Fig. 1. L (448, 287), Neotypus, Innenansicht, ca. x100;  
a: hinterer Ventralrand, ca. x350;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 6). — SMNS 25430/1.
- Fig. 2. G (439), Dorsalansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/2.
- Fig. 3. R (454, 293), Innenansicht, ca. x100;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 6). — SMNS 25430/3.
- Fig. 4. L (433, 280), Außenansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/4.
- Fig. 5. R (424, 282), Außenansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/5.
- Fig. 6. G (421), Ventralansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (Ph20). — SMNS 25430/6.

*Physocypris suborbicularis* (SIEBER)

- Fig. 7. L (554, 379), Innenansicht, ca. x95;  
*sulcatus*-Schichten (SF8). — SMNS 25431/1.
- Fig. 8. G (561), Lateralansicht auf L, ca. x95;  
*oxystoma*-Schichten (Ph19). — SMNS 25431/2.
- Fig. 9. L (568, 402), Außenansicht, ca. x90;  
*tenuis*-Schichten (SF18). — SMNS 25431/3.
- Fig. 10. R (524, 360), Außenansicht, ca. x90;  
*oxystoma*-Schichten (K6). — SMNS 25431/4.
- Fig. 11. R (548, 372), Neotypus, Innenansicht, ca. x90,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x185;  
*oxystoma*-Schichten (K6). — SMNS 25431/5.

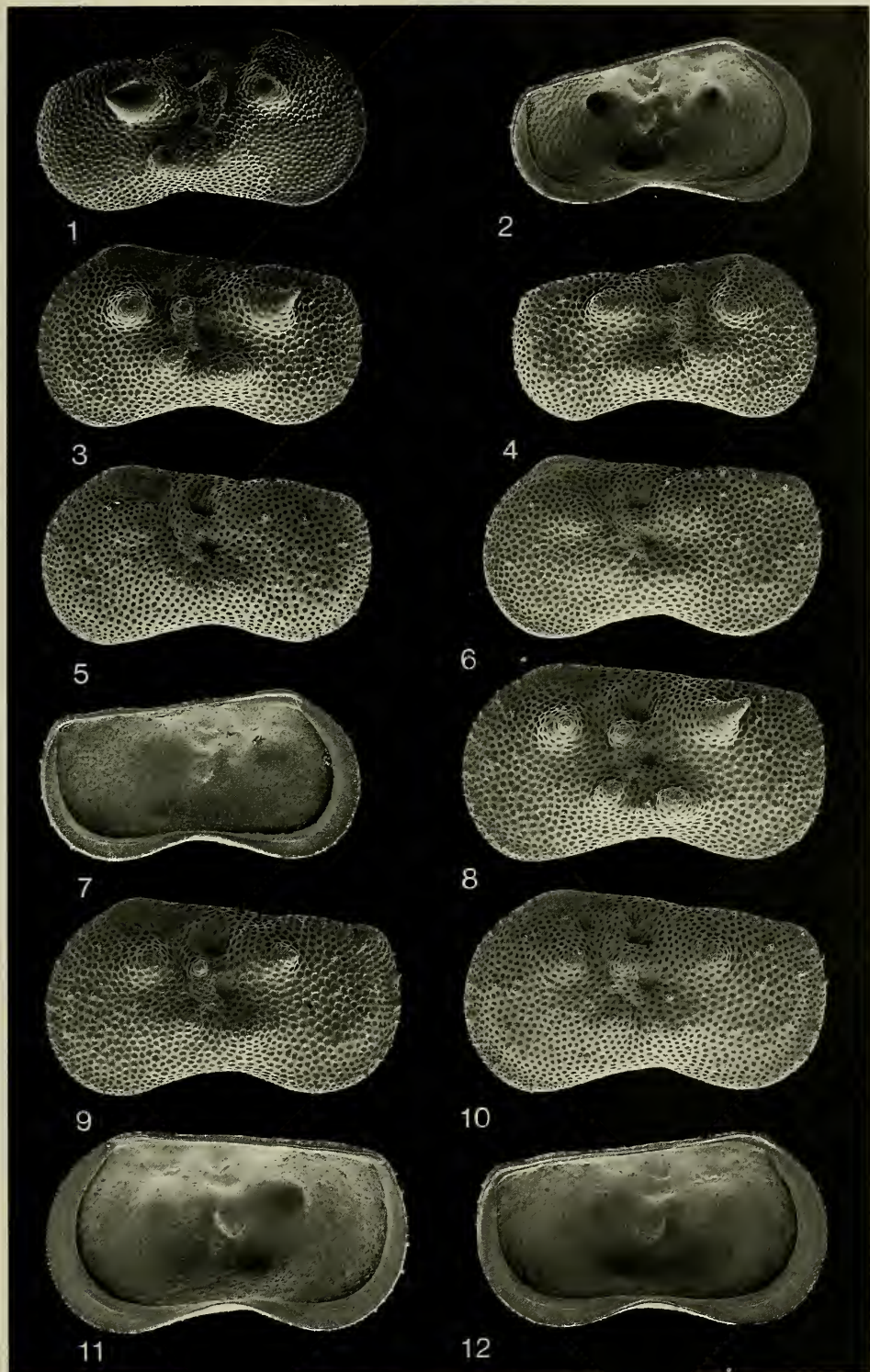


## Tafel 4

*Ilyocypris binocularis* SIEBER

- Fig. 1. R (862, 491), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25432/1.
- Fig. 2. L (793, 457), Typ 4, Innenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25432/2.
- Fig. 3. L (845, 500), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF10). – SMNS 25432/3.
- Fig. 4. R (802, 448), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF10). – SMNS 25432/4.
- Fig. 5. L (862, 491), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF10). – SMNS 25432/5.
- Fig. 6. L (885, 495), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (S7). – SMNS 25432/6.
- Fig. 7. L (840, 464), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (S7). – SMNS 25432/7.
- Fig. 8. L (945, 540), Typ 4, Neotypus, Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S33). – SMNS 25432/8.
- Fig. 9. L (930, 540), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S33). – SMNS 25432/9.
- Fig. 10. L (945, 555), Typ 2, Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S33). – SMNS 25432/10.
- Fig. 11. R (945, 540), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (Ph11). – SMNS 25432/11.
- Fig. 12. L (915, 525), Typ 2, Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (Ph11). – SMNS 25432/12.

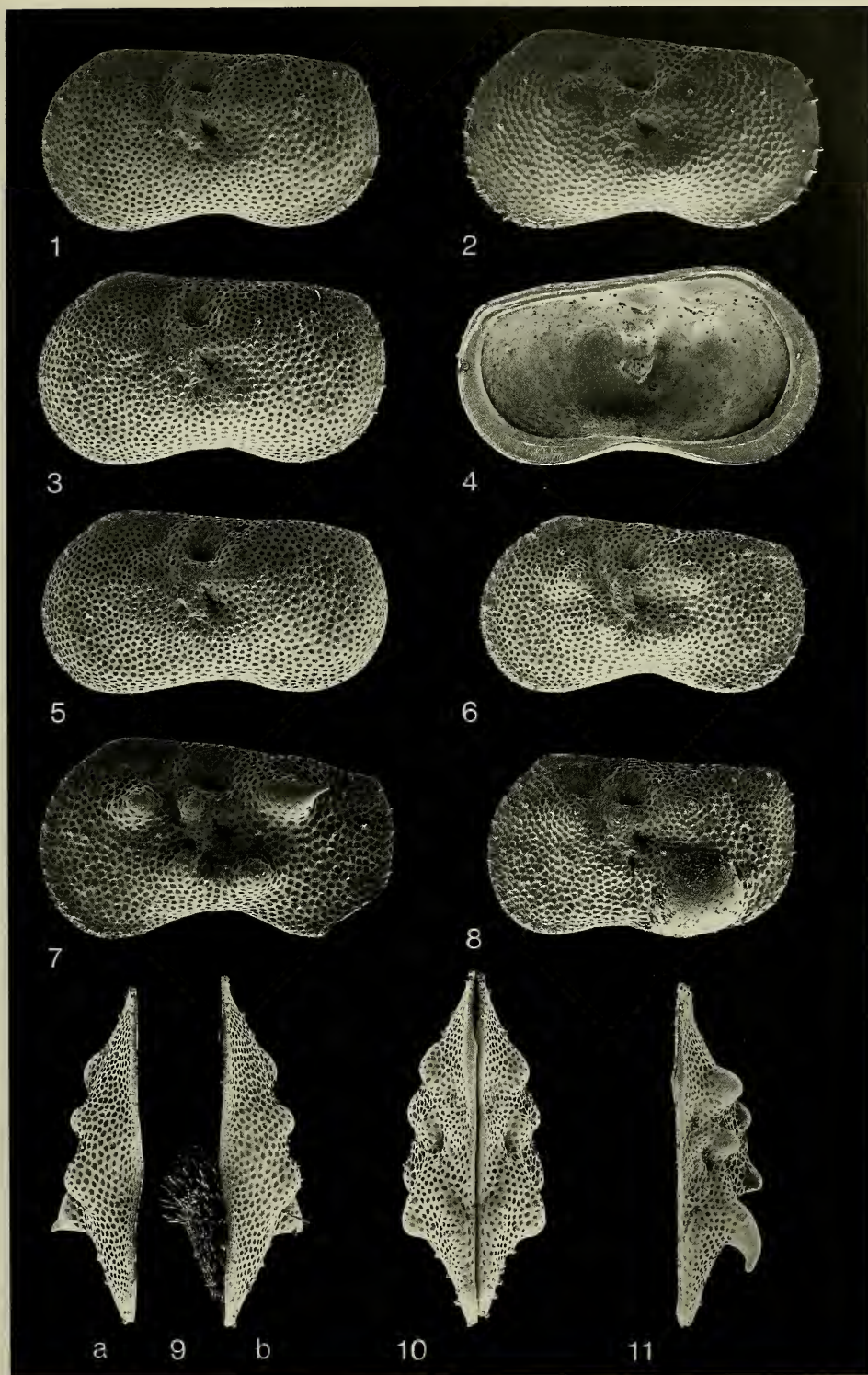




## Tafel 5

*Ilyocypris binocularis* SIEBER

- Fig. 1. L (885, 495), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S33). — SMNS 25432/13.
- Fig. 2. L (927, 540), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (K6). — SMNS 25432/14.
- Fig. 3. L (915, 525), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (K9). — SMNS 25432/15.
- Fig. 4. L (945, 540), Typ 1, Innenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (K9). — SMNS 25432/16.
- Fig. 5. L (908, 495), Typ 1, Außenansicht, ca. x55;  
*supremus*-Schichten (K20). — SMNS 25432/17.
- Fig. 6. L (855, 482), Typ 3, Außenansicht, ca. x55;  
*supremus*-Schichten (K20). — SMNS 25432/18.
- Fig. 7. L (930, 548), Typ 4, Außenansicht, ca. x55;  
*supremus*-Schichten (K20). — SMNS 25432/19.
- Fig. 8. L (810, 482), Klappe mit abnormer postero-ventraler Auftreibung,  
Außenansicht, ca. x55;  
*oxystoma*-Schichten (Ph3). — SMNS 25432/20.
- Fig. 9. G (930), Typ 4, Ventralansicht, ca. x55,  
Auftrennung in die beiden Klappen a: R, b: L bei Montage auf REM-Träger;  
*sulcatus*-Schichten (S12). — SMNS 25432/21.
- Fig. 10. G (930), Typ 3, Dorsalansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (S12). — SMNS 25432/22.
- Fig. 11. R (923, 495), Typ 4, Dorsalansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S22). — SMNS 25432/23.



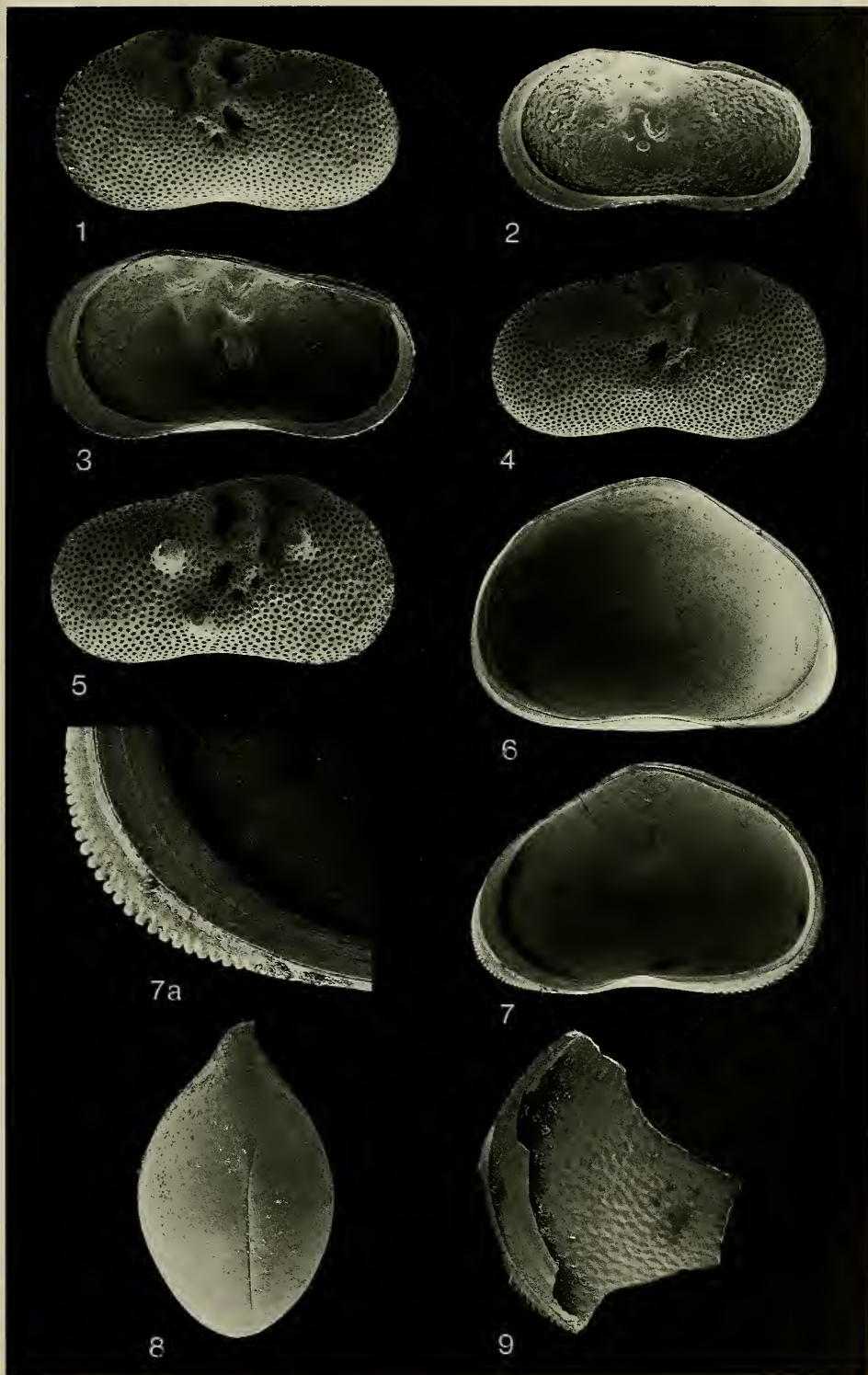
## Tafel 6

*Ilyocypris* sp.

- Fig. 1. L (900, 495), Außenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25433/1.
- Fig. 2. R (824, 443), Innenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25433/2.
- Fig. 3. R (960, 525), Innenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF16). – SMNS 25433/3.
- Fig. 4. R (878, 492), Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF16). – SMNS 25433/4.
- Fig. 5. R (914, 525), Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF16). – SMNS 25433/5.

*Cyprinotus inaequalis* (SIEBER)

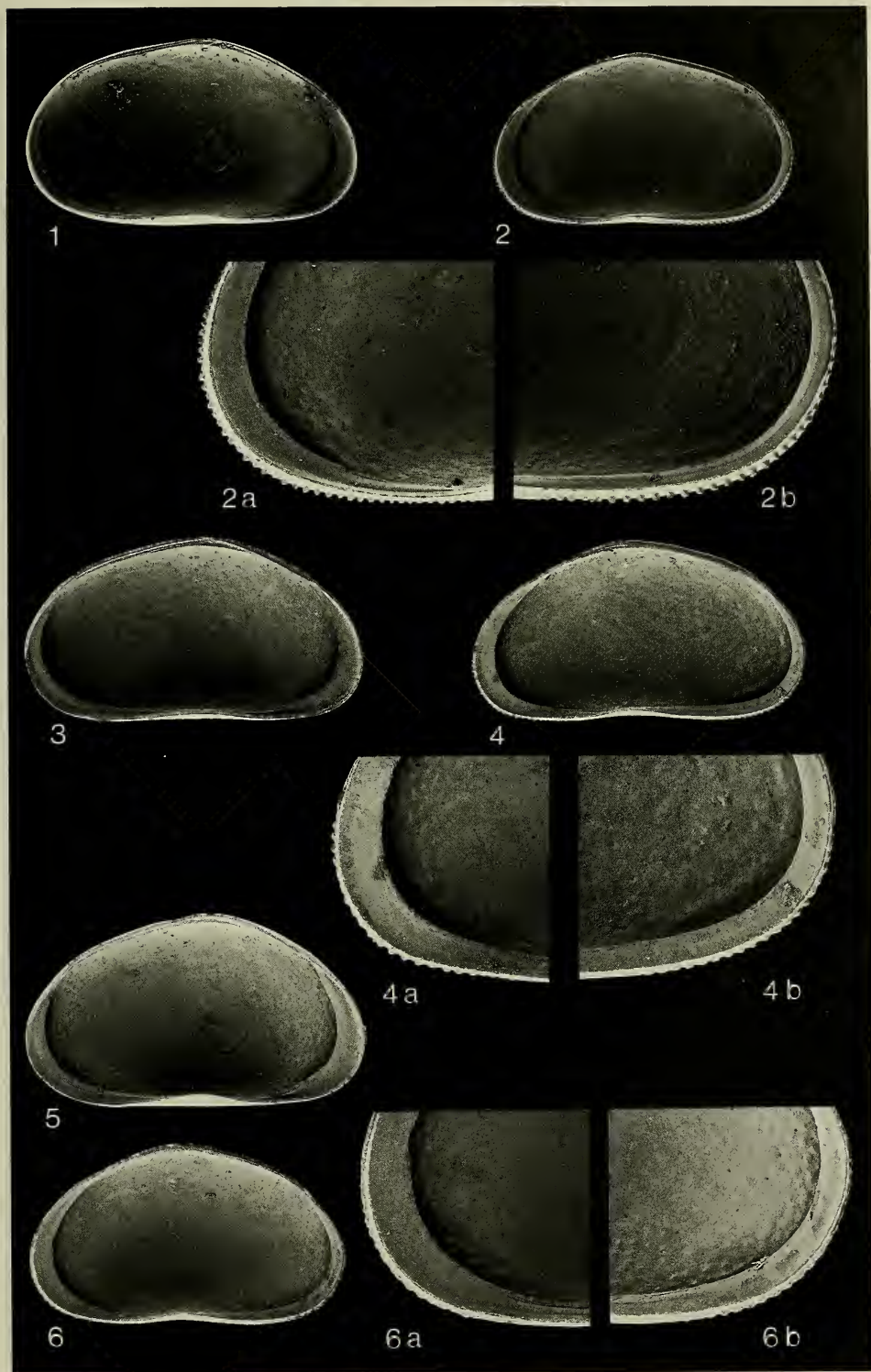
- Fig. 6. L (1140, 780), Innenansicht, ca. x45;  
*oxystoma*-Schichten (Ph16). – SMNS 25434/1.
- Fig. 7. R (1140, 762), Neotypus, Innenansicht, ca. x45,  
a: Vorderrand, ca. x150;  
*oxystoma*-Schichten (Ph12). – SMNS 25434/2.
- Fig. 8. G (1005), Dorsalansicht, ca. x45;  
*oxystoma*-Schichten (Ph19). – SMNS 25434/3.
- Fig. 9. R, Vorderrandbruchstück mit retikulierter Oberfläche, Innenansicht, ca. x80;  
*supremus*-Schichten (K19). – SMNS 25435.



## Tafel 7

*Heterocypris steinheimensis* (LUTZ)

- Fig. 1. L♂ (870, 495), Innenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/1.
- Fig. 2. R♂ (797, 474), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/2.
- Fig. 3. L♂ (892, 488), Innenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF8). — SMNS 25436/3.
- Fig. 4. R♂ (870, 488), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*sulcatus*-Schichten (SF8). — SMNS 25436/4.
- Fig. 5. L (885, 500), Innenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF16). — SMNS 25436/5.
- Fig. 6. R (825, 480), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*sulcatus*-Schichten (SF16). — SMNS 25436/6.

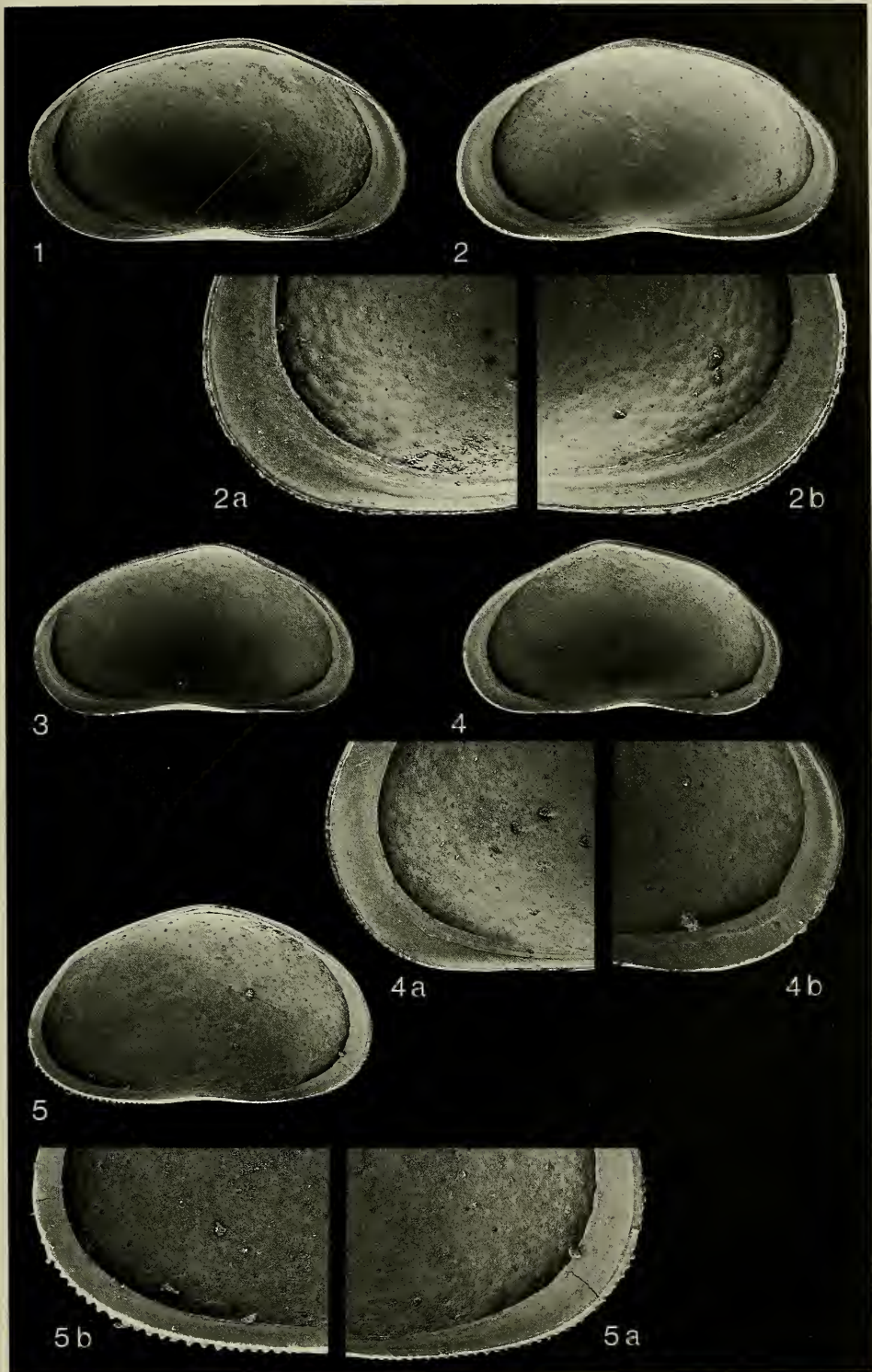


## Tafel 8

*Heterocypris steinheimensis* (LUTZ)

- Fig. 1. L (972, 528), Innenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF3). — SMNS 25436/7.
- Fig. 2. R (984, 534), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*sulcatus*-Schichten (SF3). — SMNS 25436/8.
- Fig. 3. L (833, 425), Innenansicht, ca. x55;  
*trochiformis*-Schichten (S25). — SMNS 25436/9.
- Fig. 4. R (840, 465), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*trochiformis*-Schichten (S25). — SMNS 25436/10.
- Fig. 5. L (900, 525) mit Höckerreihen an Vorder- und Hinterrand (!), Innenansicht, ca. x55,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x140;  
*tenuis*-Schichten (SF18). — SMNS 25436/11.





Tafel 9

*Heterocypris steinheimensis* (LUTZ)

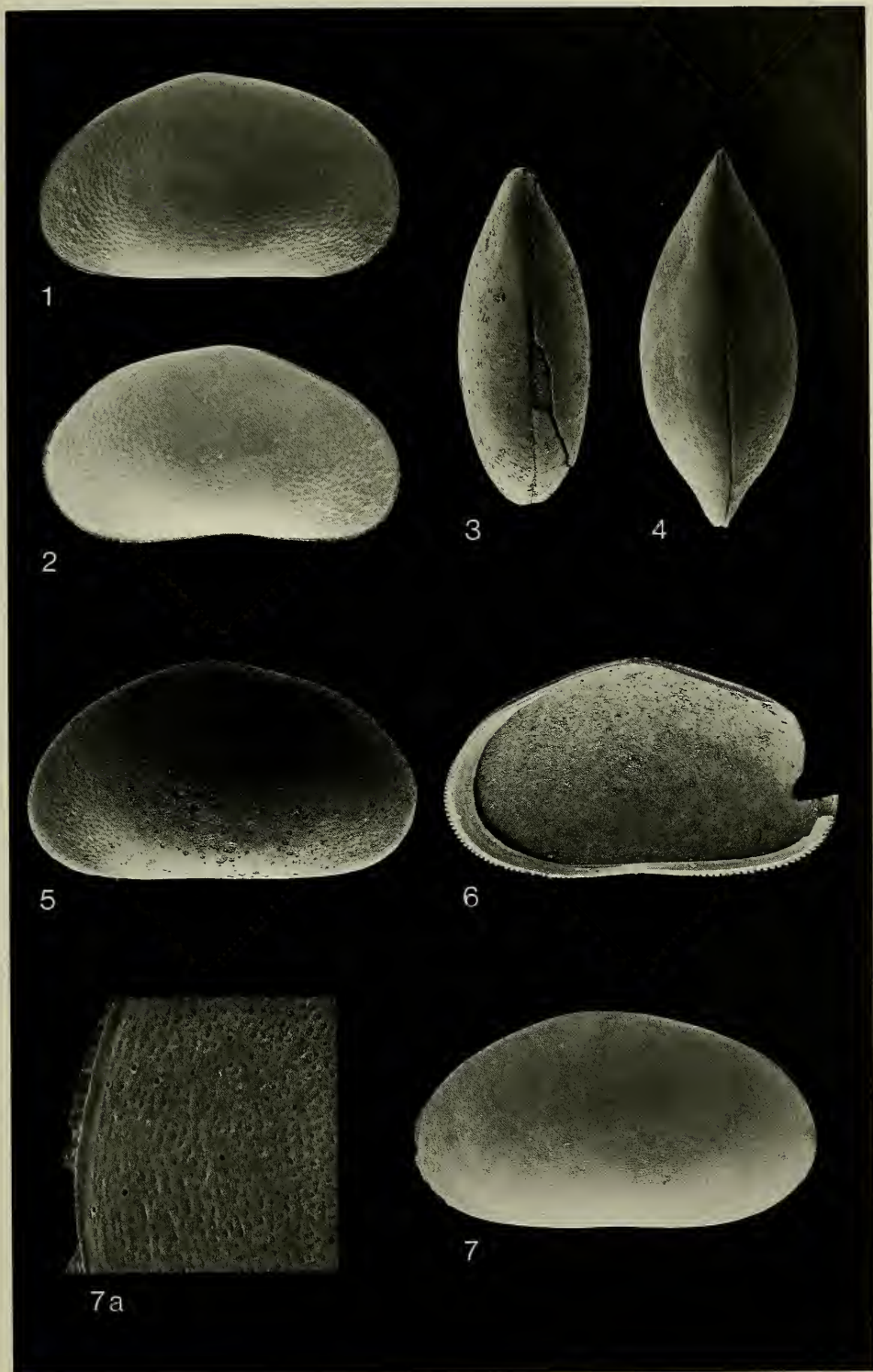
- Fig. 1. L (945, 540), Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF3). — SMNS 25436/12.
- Fig. 2. R (915, 510), Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF3). — SMNS 25436/13.
- Fig. 3. G (908), Dorsalansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). — SMNS 25436/14.
- Fig. 4. G (1020), Dorsalansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (S10). — SMNS 25436/15.

*Heterocypris* sp. 1

- Fig. 5. L (1065, 615), Außenansicht, ca. x55;  
*sulcatus*-Schichten (SF17). — SMNS 25437/1.
- Fig. 6. R (1095, 623), Innenansicht, ca. x55;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 2). — SMNS 25437/2.

*Heterocypris* (?) sp. 2

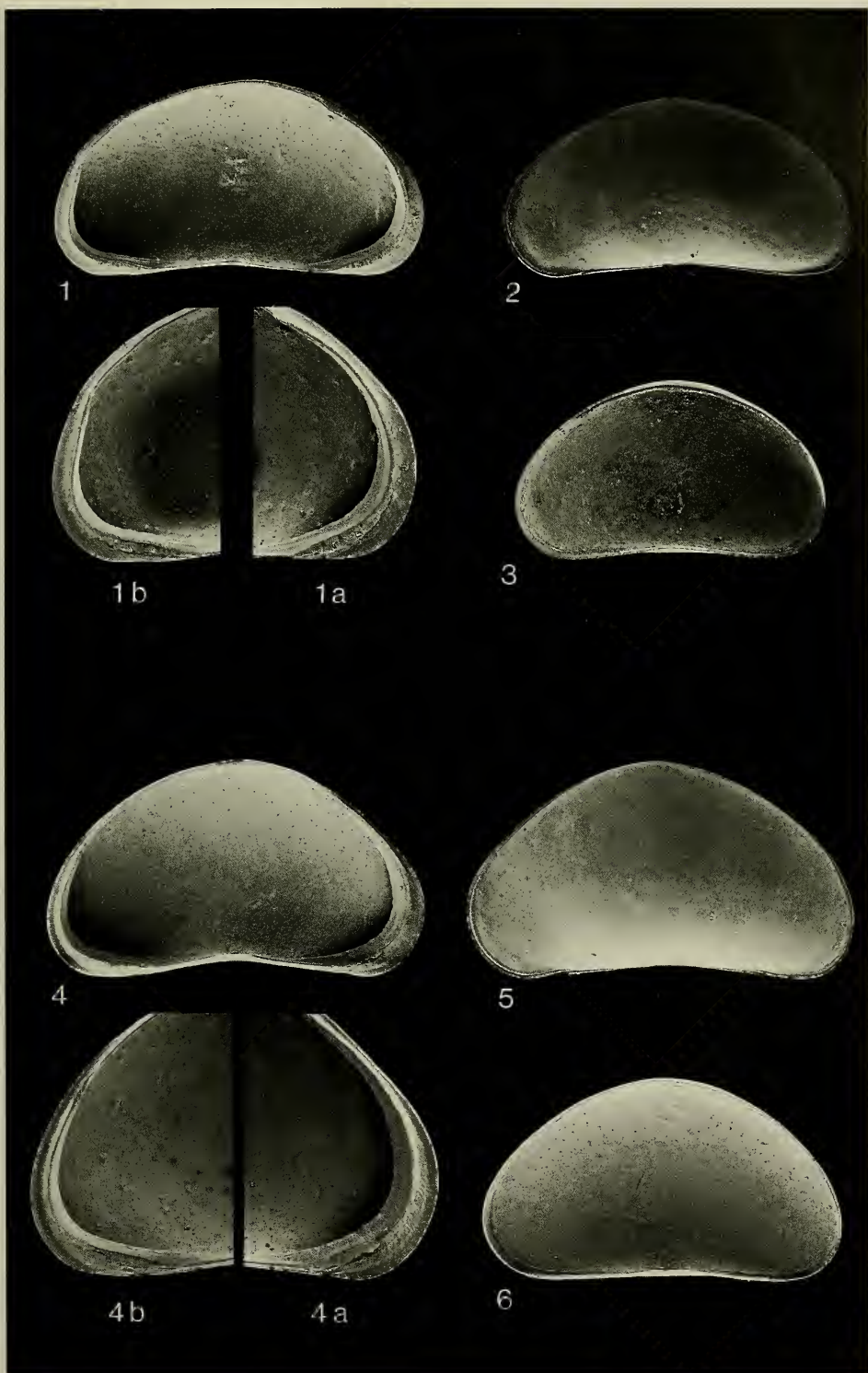
- Fig. 7. L (726, 402), Außenansicht, ca. x80,  
a: Ausschnitt aus Vorderrandbereich, ca. x470;  
*oxystoma*-Schichten (K6). — SMNS 25438.



## Tafel 10

*Potamocypris gracilis* (SIEBER)

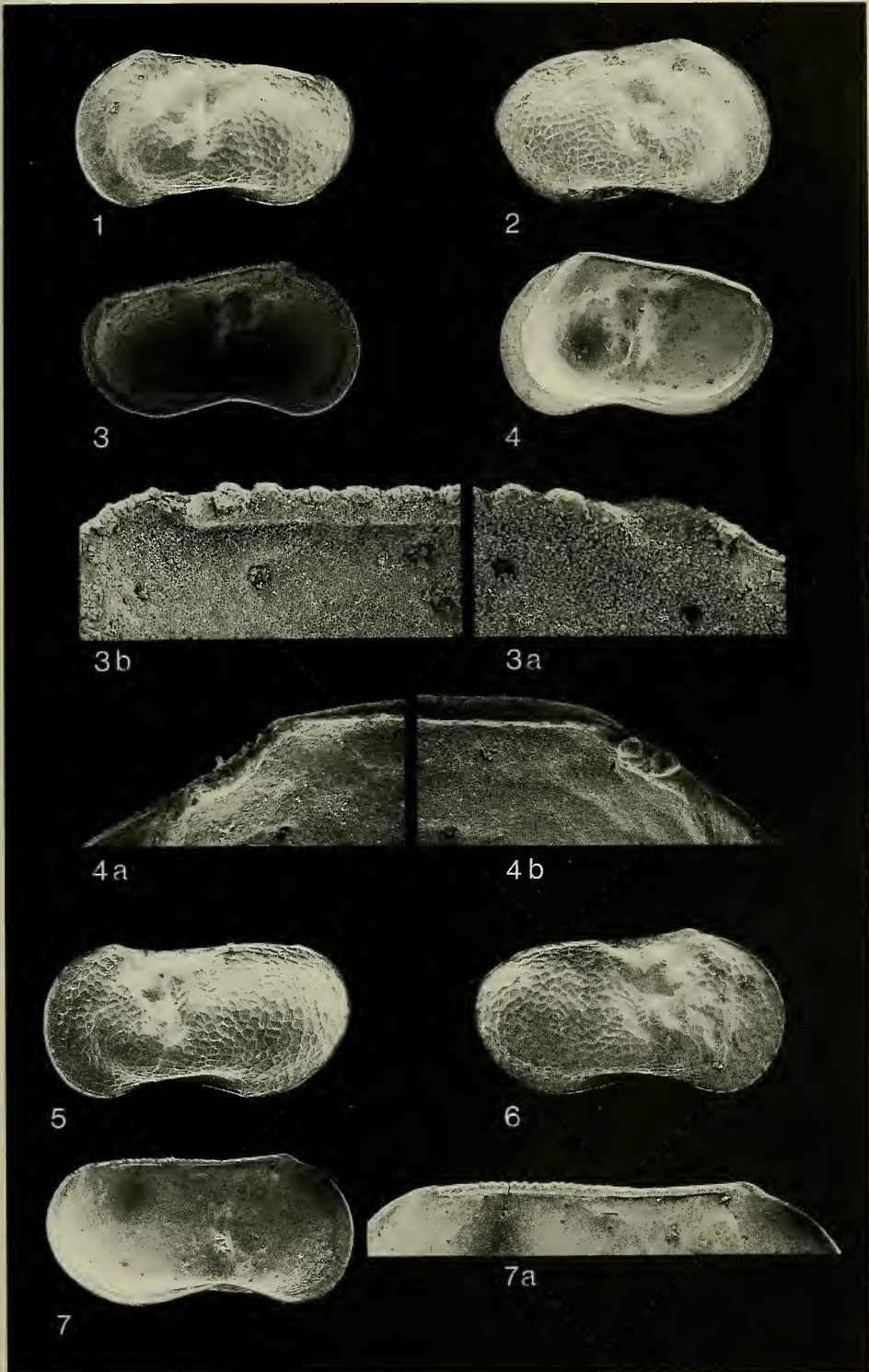
- Fig. 1. L (527, 293), Neotypus, Innenansicht, ca. x100,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x160;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/1.
- Fig. 2. L (507, 262), Außenansicht, ca. x100;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/2.
- Fig. 3. R (457, 250), Innenansicht, ca. x100;  
*steinheimensis*-Schichten (B29, 2). — SMNS 25440/3.
- Fig. 4. L (549, 317), Innenansicht, ca. x100,  
a: Vorderrand, b: Hinterrand, ca. x160;  
*oxystoma*-Schichten (K3). — SMNS 25440/4.
- Fig. 5. L (555, 329), Außenansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (K8). — SMNS 25440/5.
- Fig. 6. R (515, 299), Innenansicht, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (K3). — SMNS 25440/6.



## Tafel 11

*Leucocythere immigrata* n. sp.

- Fig. 1. L♀ (650, 400), Außenansicht, ca. x63;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/2.
- Fig. 2. R♀ (670, 400), Außenansicht, ca. x60;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/3.
- Fig. 3. L♀ (630, 360), Holotypus, Innenansicht, ca. x65,  
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;  
*steinheimensis*-Schichten (B28, 75). – SMNS 25441/1.
- Fig. 4. R♀ (665, 420), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/4.
- Fig. 5. L♂ (770, 390), Außenansicht, ca. x60;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/5.
- Fig. 6. R♂ (750, 400), Außenansicht, ca. x60;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/6.
- Fig. 7. L♂ (775, 380), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßrand, ca. x100;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/7.

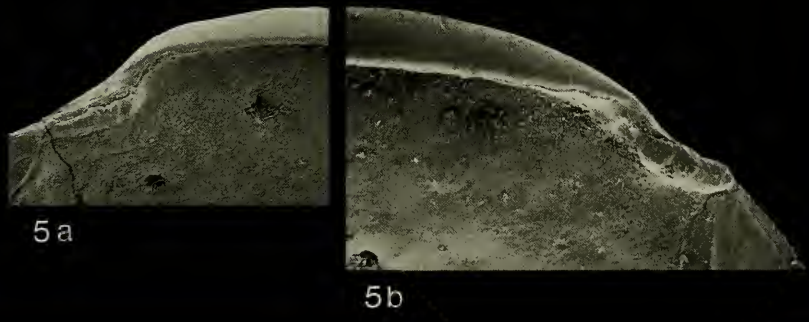
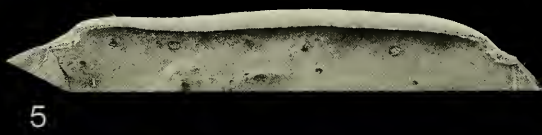
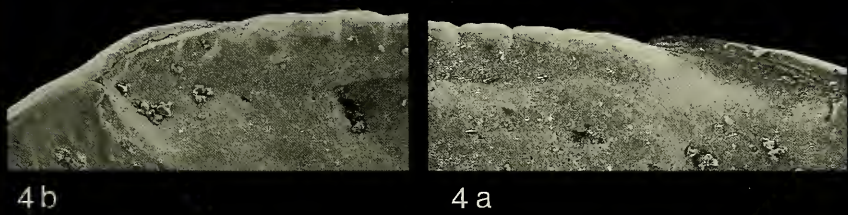
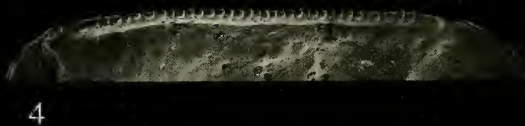
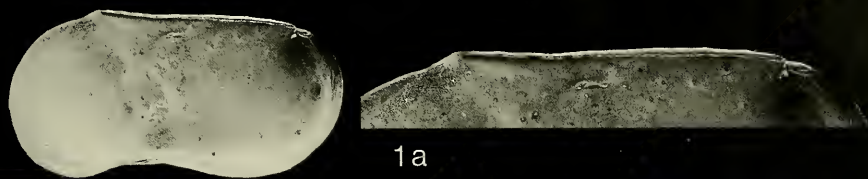


## Tafel 12

*Leucocythere immigrata* n. sp.

- Fig. 1. R♂ (750, 390), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßrand, ca. x100;  
*steinheimensis*-Schichten (B30, 0). – SMNS 25441/8.
- Fig. 2. L♀ (770, 435), Außenansicht, ca. x60;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). – SMNS 25441/9.
- Fig. 3. R♀ (790, 450), Außenansicht, ca. x60;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). – SMNS 25441/10.
- Fig. 4. L♀ (806, 431), Schloßrand-Innenansicht, ca. x100,  
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). – SMNS 25441/11.
- Fig. 5. R♀ (767, 453), Schloßrand-Innenansicht, ca. x100,  
a: Schloßrandvorderende, b: Schloßrandhinterende, ca. x400;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). – SMNS 25441/12.





Tafel 13

*Leucocythere immigrata* n. sp.

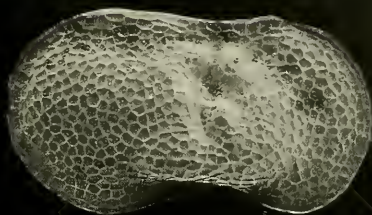
- Fig. 1. L♂ (870, 420), Außenansicht, ca. x60;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). — SMNS 25441/13.
- Fig. 2. R♂ (840, 440), Außenansicht, ca. x60;  
*sulcatus*-Schichten (SF4). — SMNS 25441/14.

*Leucocythere esphigmene* (SIEBER)

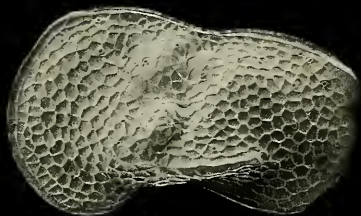
- Fig. 3. L♀ (810, 485), Außenansicht, ca. x60;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/2.
- Fig. 4. R♀ (845, 520), Außenansicht, ca. x60;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/3.
- Fig. 5. L♀ (790, 450), Neotypus, Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/1.
- Fig. 6. R♀ (750, 465), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/4.



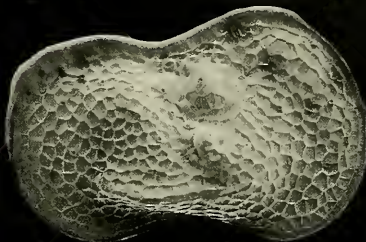
1



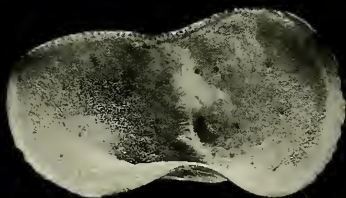
2



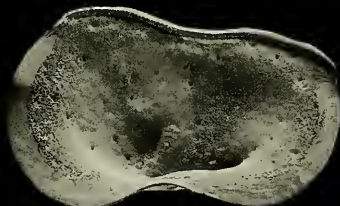
3



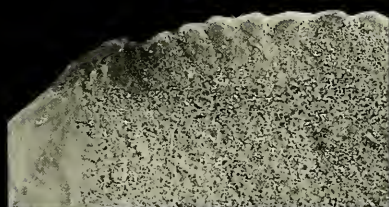
4



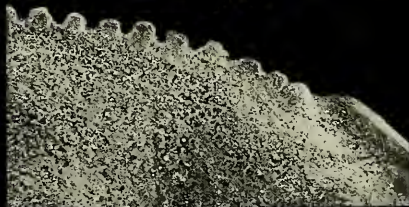
5



6



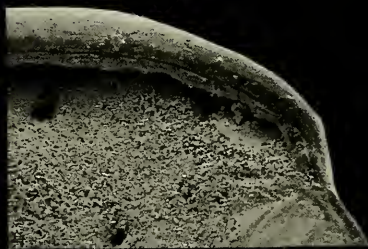
5b



5a



6a

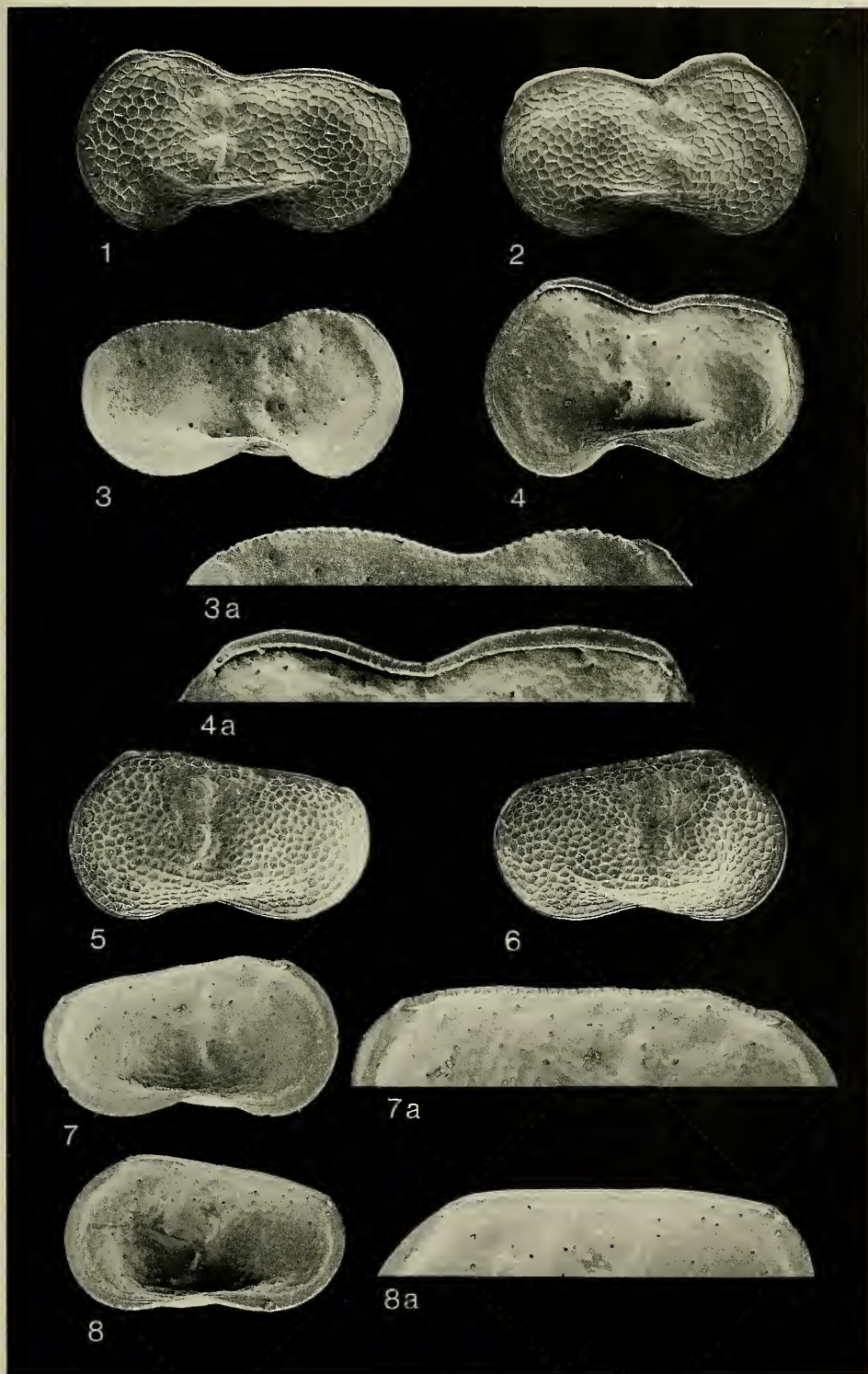


6b

## Tafel 14

*Leucocythere esphigmena* (SIEBER)

- Fig. 1. L♂ (830, 450), Außenansicht, ca. x60;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/5.
- Fig. 2. R♂ (760, 440), Außenansicht, ca. x60;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/6.
- Fig. 3. L♂ (790, 415), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßrand, ca. x100;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/7.
- Fig. 4. R♂ (780, 450), Innenansicht, ca. x60,  
a: Schloßrand, ca. x100;  
*trochiformis*-Schichten (S35). — SMNS 25442/8.
- Fig. 5. L♀ (620, 353), Außenansicht, ca. x70;  
*oxystoma*-Schichten (K8). — SMNS 25442/9.
- Fig. 6. R♀ (603, 362), Außenansicht, ca. x70;  
*oxystoma*-Schichten (K8). — SMNS 25442/10.
- Fig. 7. L♀ (612, 345), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x115;  
*oxystoma*-Schichten (K8). — SMNS 25442/11.
- Fig. 8. R♀ (564, 336), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x115;  
*oxystoma*-Schichten (K8). — SMNS 25442/12.



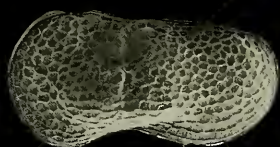
## Tafel 15

*Leucocythere esphigmene* (SIEBER)

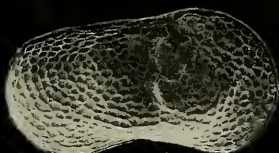
- Fig. 1. L♂ (539, 276), Außenansicht, ca. x70;  
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/13.
- Fig. 2. R♂ (543, 297), Außenansicht, ca. x70;  
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/14.
- Fig. 3. L♂ (550, 280), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x120;  
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/15.
- Fig. 4. R♂ (578, 310), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x120;  
oxystoma-Schichten (K8). — SMNS 25442/16.

*Leucocythere sieberi* (LUTZ)

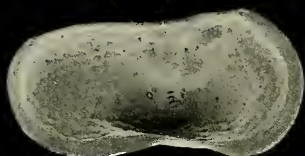
- Fig. 5. L♀ (885, 465), Außenansicht, ca. x60;  
oxystoma-Schichten (S36). — SMNS 25443/1.
- Fig. 6. L♀ (825, 450), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;  
trochiformis-Schichten (S26). — SMNS 25443/2.



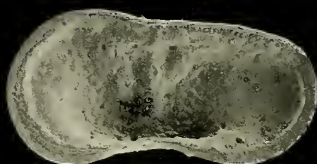
1



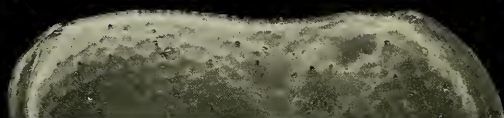
2



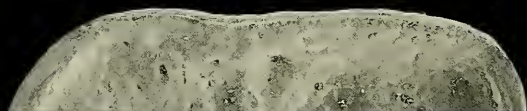
3



4



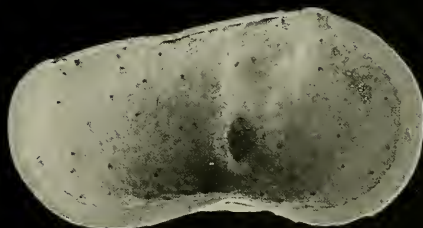
3a



4a



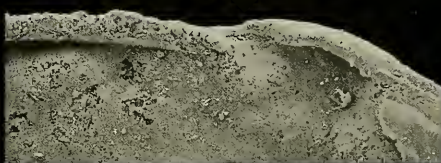
5



6



6b



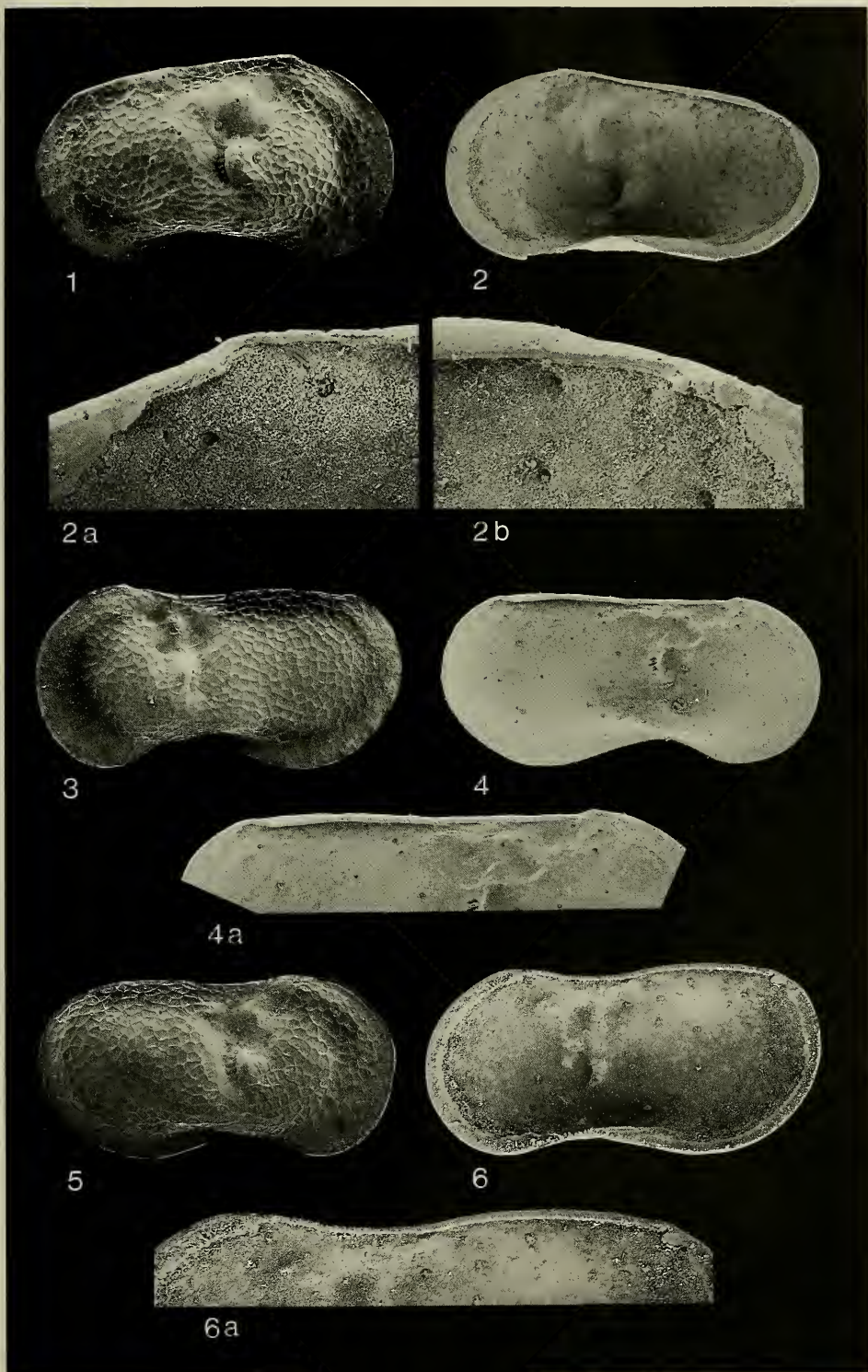
6a

## Tafel 16

*Leucocythere sieberi* (LUTZ)

- Fig. 1. R♀ (860, 490), Außenansicht, ca. x60;  
*oxystoma*-Schichten (S36). — SMNS 25443/3.
- Fig. 2. R♀ (801, 450), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßvorderende, b: Schloßhinterende, ca. x400;  
*trochiformis*-Schichten (S26). — SMNS 25443/4.
- Fig. 3. LO♂ (890, 445), Außenansicht, ca. x60;  
*oxystoma*-Schichten (S36). — SMNS 25443/5.
- Fig. 4. LO♂ (793, 379), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x100;  
*oxystoma*-Schichten (Ph12). — SMNS 25443/6.
- Fig. 5. RO♂ (850, 420), Außenansicht, ca. x60;  
*oxystoma*-Schichten (S36). — SMNS 25443/7.
- Fig. 6. RO♂ (822, 393), Innenansicht, ca. x70,  
a: Schloßrand, ca. x115;  
*trochiformis*-Schichten (S26). — SMNS 25443/8.

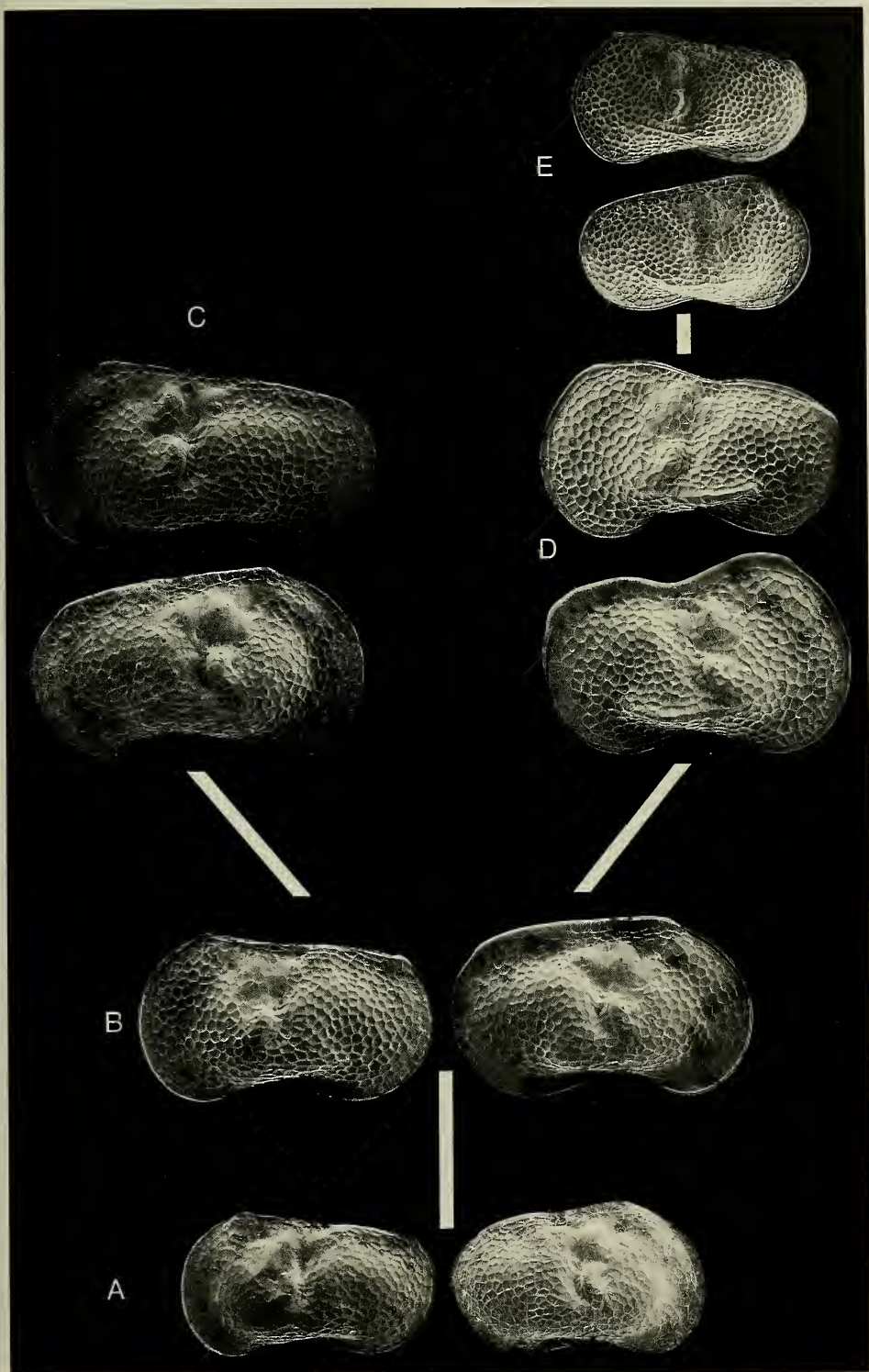




Tafel 17

Phylogenetische Interpretation anhand der auf den Tafeln 11–16 abgebildeten Außenansichten der weiblichen Klappen der *Leucocythere*-Arten.

- A: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♀ und R♀) aus den *steinheimensis*-Schichten (B30, 0), vgl. Taf. 11, Fig. 1, 2.
- B: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♀ und R♀) aus den *sulcatus*-Schichten (SF4), vgl. Taf. 12, Fig. 2, 3.
- C: *Leucocythere sieberi* (LUTZ) (L♀ und R♀) aus den *oxystoma*-Schichten (S36), vgl. Taf. 15, Fig. 5, Taf. 16, Fig. 1.
- D: *Leucocythere esphigmene* (SIEBER) (L♀ und R♀) aus den *trochiformis*-Schichten (S35), vgl. Taf. 13, Fig. 3, 4.
- E: *Leucocythere esphigmene* (SIEBER) (L♀ und R♀) aus den *oxystoma*-Schichten (K8), vgl. Taf. 14, Fig. 5, 6.



Tafel 18

Phylogenetische Interpretation anhand der auf den Tafeln 11–16 abgebildeten Außenansichten der männlichen Klappen der *Leucocythere*-Arten.

- A: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♂ und R♂) aus den *steinheimensis*-Schichten (B30, 0), vgl. Taf. 11, Fig. 5, 6.
- B: *Leucocythere immigrata* n. sp. (L♂ und R♂) aus den *sulcatus*-Schichten (SF4), vgl. Taf. 13, Fig. 1, 2.
- C: *Leucocythere sieberi* (LUTZ) (L♂ und R♂) aus den *oxystoma*-Schichten (S36), vgl. Taf. 16, Fig. 3, 5.
- D: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♂ und R♂) aus den *trochiformis*-Schichten (S35), vgl. Taf. 14, Fig. 1, 2.
- E: *Leucocythere esphigmena* (SIEBER) (L♂ und R♂) aus den *oxystoma*-Schichten (K8), vgl. Taf. 15, Fig. 1, 2.

